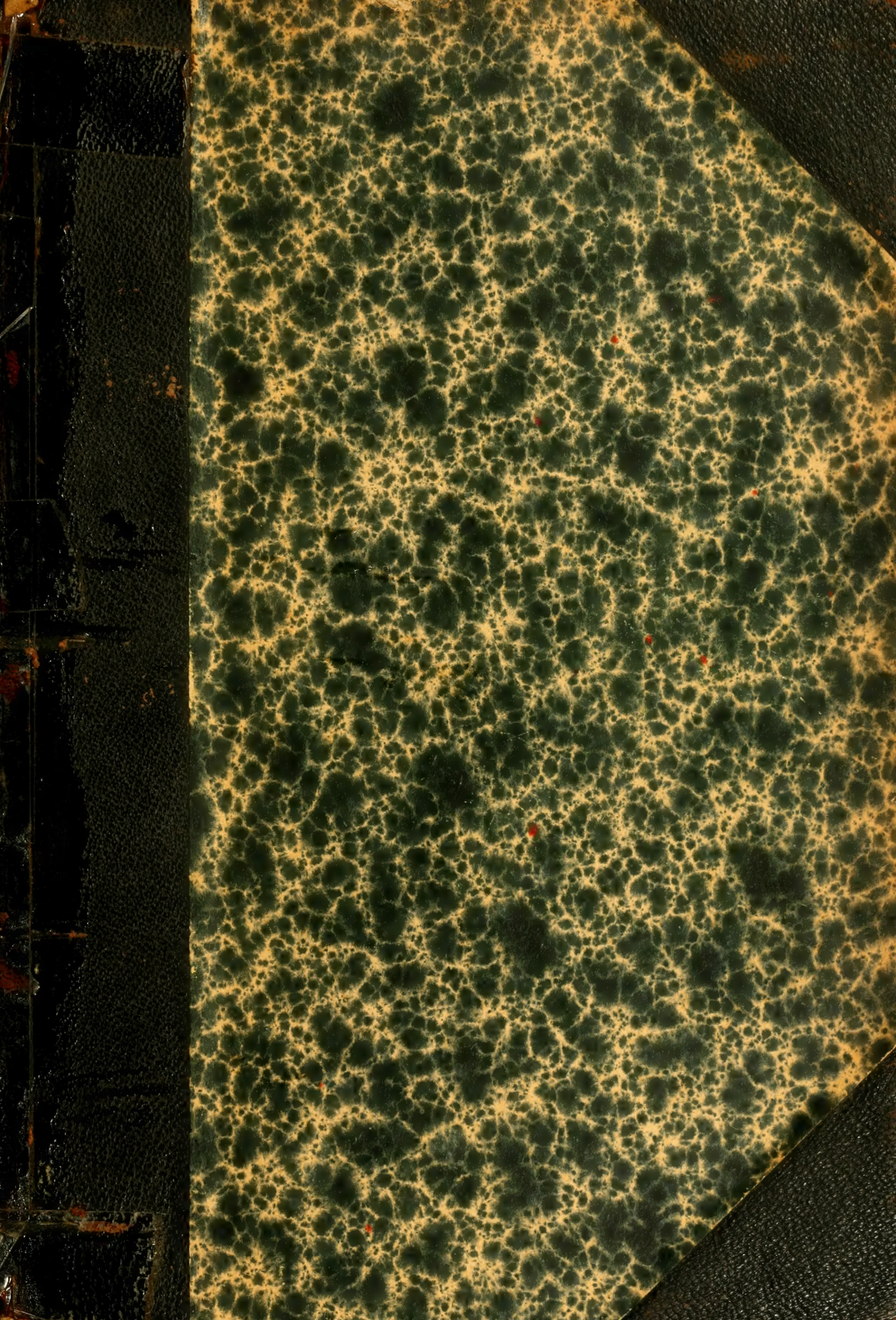
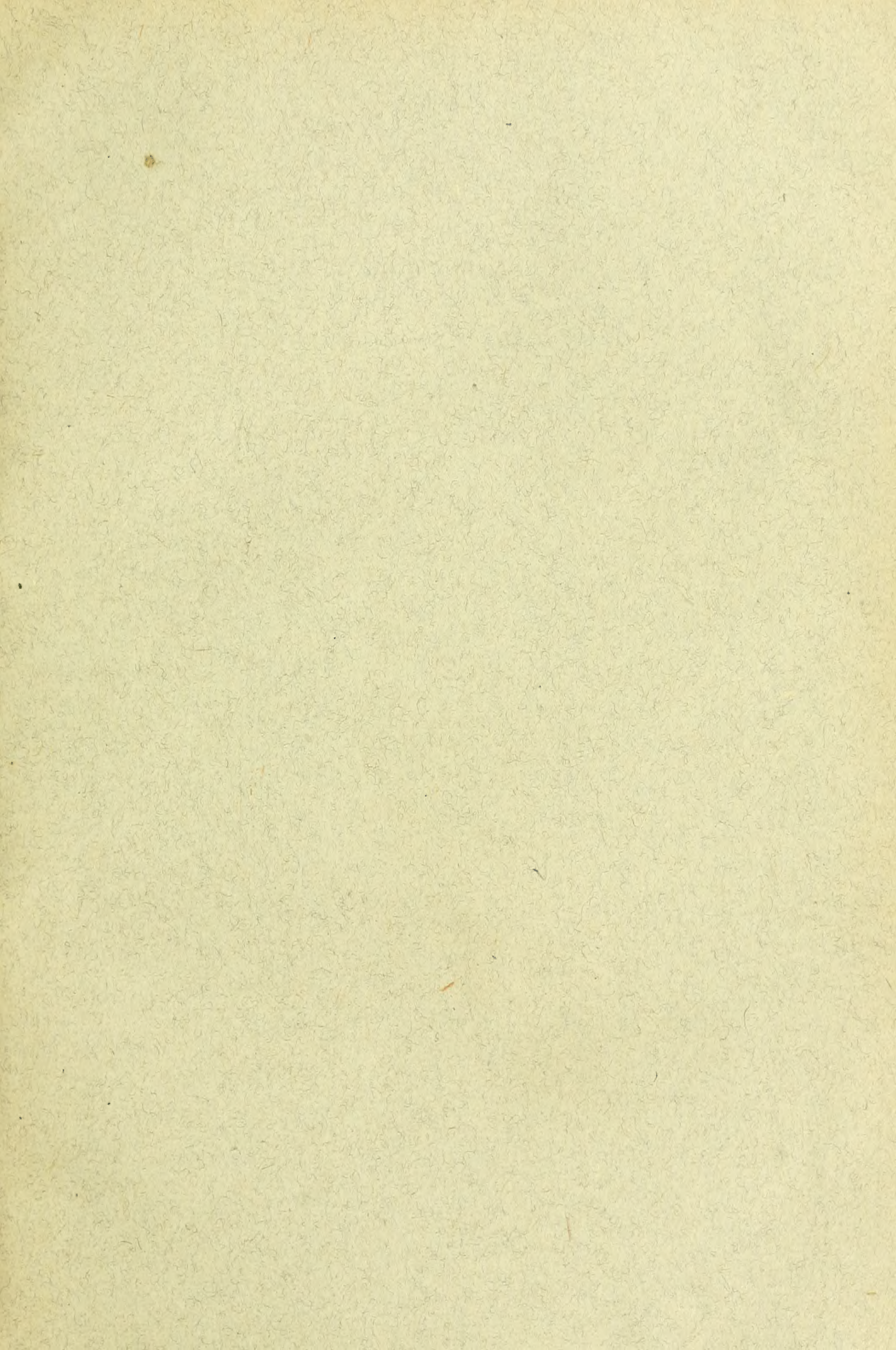
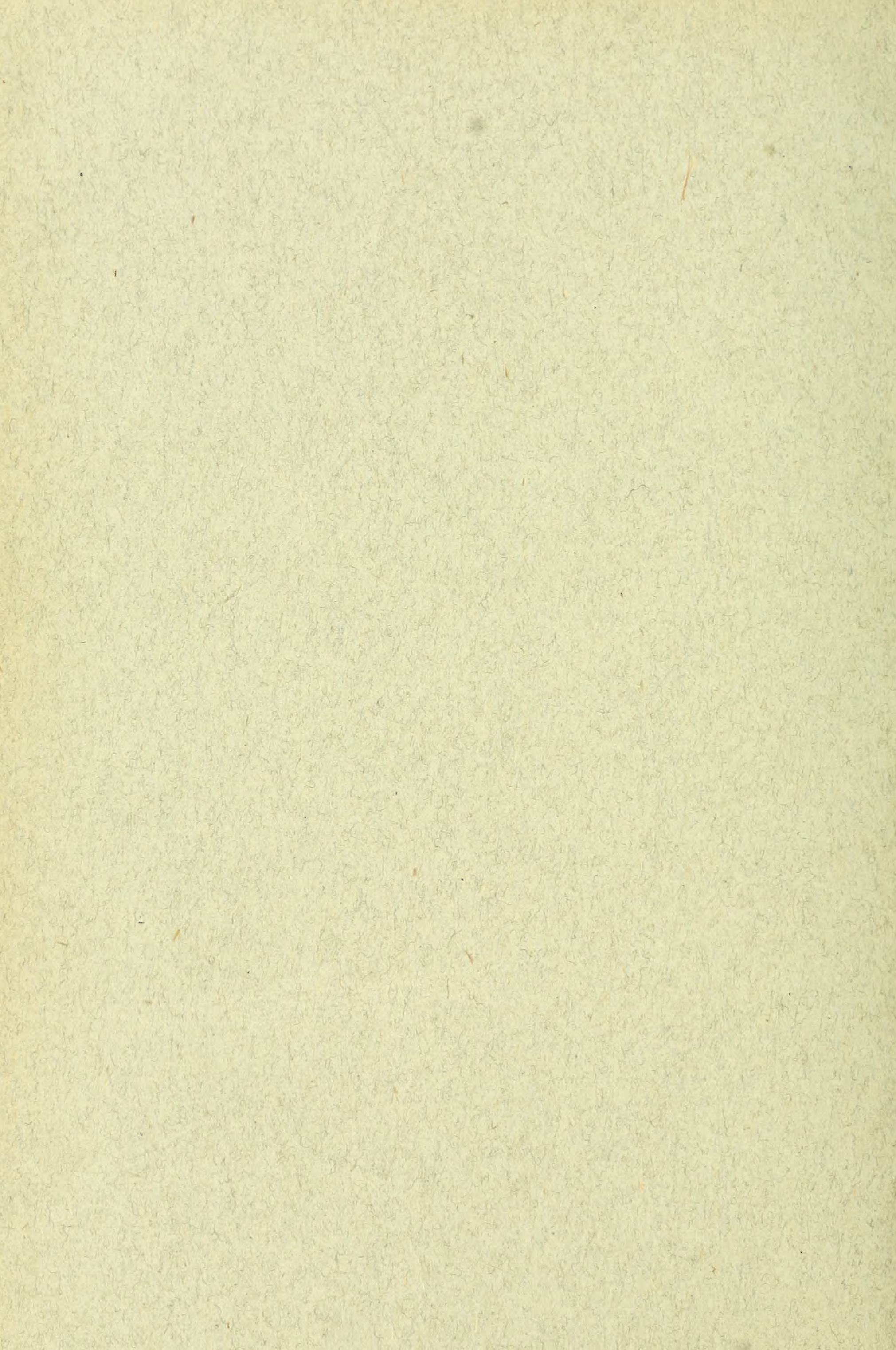












ZEITSCHRIFT

FÜR

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON

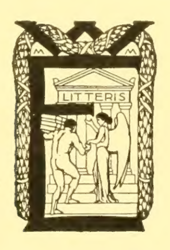
CARL THEODOR V. SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

HERAUSGEGEBEN VON

ERNST EHLERS
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU GÖTTINGEN

HUNDERTDREIZEHNTER BAND

MIT 178 FIGUREN IM TEXT UND 9 TAFELN



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1915

Inhalt des hundertdreizehnten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 30. März 1915

Zweites Heft

Ausgegeben den 13. April 1915

Drittes Heft

Ausgegeben den 15. Juni 1915

Viertes Heft

Ausgegeben den 29. Juni 1915



Die Parietalorgane von Petromyzon fluviatilis.

Von

D. Tretjakoff
(Odessa).

Mit 6 Figuren im Text und Taf. I—V.

Einleitung.

Unter den zahlreichen Verfassern der Arbeiten über den Bau der Parietalorgane der Cyclostomen und der Reptilien findet man bemerkenswerterweise nur einen Forscher, welcher wenigstens eine spezifische Methode der Färbung des Nervengewebes scheinbar in erfolgreicher Weise angewendet hatte. Dieser Forscher ist RETZIUS (27), welcher im Jahre 1895 eine kurze Abhandlung veröffentlichte, deren Ergebnisse mit Hilfe der GOLGIschen Methode erzielt wurden.

Die Ergebnisse der RETZIUSschen Arbeit waren aber in keiner Weise als abgeschlossen zu betrachten, wie es übrigens auch der Verfasser selber zugibt. Es gelang ihm jedenfalls, im Pinealauge (bzw. in der Epiphysis) bei *Ammocoetes* Zellen schwarz zu färben, aber diese Zellen sollen nach seiner Meinung nur die verkümmerten Ependymzellen mit einzelnen unter sie eingemengten, zu Neuroglia ausgebildeten Elementen darstellen. Eine reguläre Anordnung der Zellenelemente in Schichten konnte er nicht dartun. Weder sekundäre, noch wirkliche, als Sinnesnervenzellen aufzufassende Sinneszellen ließen sich mittelst der GOLGIschen Methode nachweisen. Die Nervenfasern ziehen zwar am hinteren unteren Umfang des Organs vorbei, eine Endigungsweise derselben wie in einem Sinnesorgan konnte der Verfasser keineswegs feststellen.

Auf Grund seiner Beobachtungen kommt RETZIUS zu dem Schluß, daß das Pinealorgan (bzw. die Epiphysis) bei *Ammocoetes* kaum als ein wirkliches Sinnesorgan aufzufassen ist und daß in ihm jedenfalls kein Auge vorliegt. Hiermit will er aber nicht behaupten, daß das Pinealorgan in andern Ausbildungsstadien nicht als ein

Sinnesorgan gedient haben kann, bei *Ammocoetes* liegt jedoch wahrscheinlich ein Stadium vor, welches entweder noch nicht dahin gelangt oder auch schon zurückgebildet worden ist.

Im Parapinealorgan (bzw. in der Paraphysis) konnte Retzius dagegen mit Golgischen Methoden Zellen färben, welche als Sinneszellen imponieren und gewiß wohl funktionierende Nervenzellen sein können. Der Verfasser läßt aber gleichzeitig zu, daß diese Zellen auch Ependymzellen sein können, die nur in ihrer Gestalt Nervenzellen ähneln. Fast bestimmt betrachtet er die Zellen in der oberen-vorderen Wand des Parapinealorgans als Ependymzellen. Retzius versuchte nicht Beziehungen zwischen seinen Beobachtungen und denen von Mayer (22) zu finden, welche ebenfalls mit der Golgischen Methode erzielt wurden. Mayer fand nämlich in der unteren Wand des Pinealorgans bei *Ammocoetes* Ganglienzellen, deren Fortsätze er durch den Nerven des Organs bis in das Gehirn hinein verfolgen konnte. Diese Beziehungen nimmt aber Studnička (34) in seiner Arbeit über Parietalorgane an. Er betrachtet nämlich die Ganglienzellen von Mayer und die tangentiellen Neurogliazellen von Retzius als identische Gebilde.

Studnička (34) behauptet weiter, daß er mit nicht spezifischen Färbungsmethoden das Vorhandensein der echten Sinnesnervenzellen im Pinealorgan bei *Petromyzon* nachweisen konnte. Es gelang ihm wirklich, in der unteren Wand des Pinealorgans eigentümliche Zellen zu beobachten, welche als Sinnesnervenzellen anerkannt werden können. Studnička studierte ihre Formen und Topographie im Pinealorgan der erwachsenen Petromyzonten (*P. planeri* und *marinus*), läßt aber in keiner Weise zu, daß die Struktur desselben bei *Ammocoetes* sich wesentlich vom Bau des völlig differenzierten Organs unterscheidet. Aus diesem Grunde spricht er sich ganz bestimmt über die Beobachtungen von Retzius aus, daß die von diesem Verfasser beschriebenen »Cylinderzellen« sicherlich die Ependymzellen bzw. Stützzellen sind.

Die späteren Untersuchungen von Dendy (7) in demselben Gebiet und die Arbeit von Nowikoff (24) über das Parietalorgan von Eidechsen unterstützen die Ansichten von Studnička.

Ich möchte sogar sagen, daß in morphologischer Beziehung die beiden letzten Verfasser sehr wenig Neues im Vergleich mit den Angaben von Studnička lieferten, sie haben aber in andrer Beziehung gerade sehr wichtige Mitteilungen hervorgebracht. Nowikoff gab genügende Beweise, daß das Parietalorgan der Eidechse als photoperceptorisches Organ funktioniert, was sich morphologisch durch die

Verlagerung des Pigments in den Stützzellen dem Grade der Beleuchtung entsprechend äußert. Nach solcher Feststellung der photoperceptorischen Funktion des Parietalorgans kann man nicht ohne weiteres vom Pinealorgan bei *Petromyzon* oder bei *Ammocoetes* behaupten, daß es kein Auge ist. Ganz im Gegenteil kann man denken, daß das Pinealorgan eher ein Auge ist als das Parapinealorgan, dessen Struktur auch nach den Untersuchungen von STUDNIČKA noch sehr dunkel bleibt.

Die Arbeiten von DENDY und NOWIKOFF wurden wieder mit nicht spezifischen Methoden der Färbung der Nervenelemente ausgeführt, und nach dem Vergleich aller Literaturangaben kann man bis jetzt nicht sagen, daß zwischen den Beobachtungen von RETZIUS und denjenigen andrer Forscher eine Harmonie besteht. Man kann gegenwärtig nicht ohne weiteres bei der Betrachtung der Zeichnungen von RETZIUS und STUDNIČKA annehmen, daß die von RETZIUS bemerkten »cylindrischen« Zellen wirklich den Stützzellen, wie STUDNIČKA will, ähnlich sind. Und wenn auch STUDNIČKA in dieser Beziehung Recht hat, sind durch seine und andre Untersuchungen noch keine Vorstellungen über die Art und Weise des Zusammenhangs der Elemente des Pineal- und Parapinealorgans gegeben.

Diese Erwägungen lieferten mir den Anlaß für die vorliegende Untersuchung. Erste Schritte habe ich in dieser Richtung bei der Untersuchung des Gehirns von *Ammocoetes* getan, aber viele Seiten der Frage blieben für mich noch so dunkel, daß ich mich damals nicht entschließen konnte, Ergebnisse von Beobachtungen über das Pinealorgan von *Ammocoetes* zu veröffentlichen. Ich hatte nämlich die Absicht, nach dem Schluß der Gehirnforschung die Parietalorgane bei *Petromyzon* in Betracht zu ziehen, was ich in den Jahren 1911 und 1912 ausführen konnte.

Dabei muß ich noch bemerken, daß ich in Petersburg zwar sehr reichliches Material von *Petromyzon*, aber nur in den drei Herbstmonaten kriegen konnte, also gerade in der Zeitperiode der intensivsten pädagogischen Tätigkeit. Ich mußte in dieser kurzen Frist eine möglichst große Anzahl von Präparaten vital färben, was natürlich die allseitige Bearbeitung des Stoffes in beträchtlicher Weise störte. Deshalb konnte ich manche Fixationsverfahren nicht bis zu den äußersten Grenzen ihrer Wirkung ausprobieren und mußte mir an den ersten guten Ergebnissen derselben genügen lassen. Aus diesem Grunde konnte ich auch keine Experimente, um die etwaige photoperceptorische Funktion der Parietalorgane direkt zu beweisen, unternehmen.

Schließlich fand ich beim Aufenthalt in Petersburg, als ich dort Assistent von Dogiel war, keine günstigen Bedingungen für die Veröffentlichung dieser und andrer meiner Untersuchungen über das periphere Nervensystem und die Sinnesorgane bei *Petromyzon*. Die Möglichkeit dazu bekam ich in Odessa als selbständiger Universitätslehrer, selbstverständlich nach der Erledigung der Aufgaben des Unterrichts, welche wohl jedem Universitätslehrer in der neuen Stellung vorliegen und welche keinen Aufschub dulden. Da ich jetzt keine Möglichkeit mehr habe, frisches Material zu erhalten, muß ich manche Details, welche an meinen Präparaten noch nicht klar auftreten, hier fallen lassen. Ich hoffe trotzdem, daß, was die von mir ausgewählte spezifische Färbung der Nervenelemente der Parietalorgane betrifft, meine Untersuchungen vollkommen abgeschlossen sind.

Da die vorliegende Beschreibung hauptsächlich auf der Untersuchung der Parietalorgane beim erwachsenen *Petromyzon* basiert, könnte man mir den Vorwurf machen, daß meine Ergebnisse, ungeachtet der Anwendung der spezifischen Methode, mit denjenigen von Retzius direkt nicht vergleichbar sind: aus diesem Grunde muß ich gleich betonen, daß ich mit meiner spezifischen Methode ebenso wie mit der von mir angewendeten nicht spezifischen außer dem Größenunterschied keine andre wesentliche Abweichung im Bau der betreffenden Organe bei *Ammocoetes* und beim erwachsenen *Petromyzon* bemerken konnte. In ganz ähnlicher Weise, wie die Strukturen des Rückenmarks und des größten Teils des Gehirns beim erwachsenen *Petromyzon* nur die vergrößerten Elemente von *Ammocoetes* zeigen, finde ich in den Parietalorganen bei *Petromyzon* und bei *Ammocoetes* gleiche Elemente in ähnlicher Anordnung.

Genau in demselben Sinn äußert sich über diesen Gegenstand Studnička, der in seiner ersten Arbeit über die Parietalorgane der Cyclostomen (32) Abweichungen im Bau dieser Organe bei *Ammocoetes* gefunden zu haben glaubte. In der späteren Abhandlung für das Oppelsche Lehrbuch erkennt Studnička (34), daß es ein Irrtum von seiner Seite war, und daß im Bau der Parietalorgane bei *Ammocoetes* keine wesentlichen Differenzen vom Bau derselben beim erwachsenen *Petromyzon* existieren. Die Quelle des Irrtums war die intensive Pigmentierung des Pinealorgans des erwachsenen *Petromyzon*.

Dank diesen Umständen glaubte ich den richtigen Weg zu wählen, daß ich meine Aufmerksamkeit hauptsächlich auf die Parietalorgane des erwachsenen *Petromyzon* richtete, da die Präparierung und weitere Behandlung dieser Organe beim erwachsenen Tier mit minderen tech-

nischen Schwierigkeiten verbunden sind, als bei der Untersuchung des *Ammocoetes*. Ich gestatte mir also ganz nachdrücklich zu bemerken, daß die Parietalorgane bei der von mir untersuchten Art von *Petromyzon* ganz regelmäßig und progressiv sich entwickeln und ihre Differenzierung vom jüngsten *Ammocoetes*-Stadium angefangen sich gleichmäßig durch die ganze Periode der Metamorphose fortsetzt. Deswegen muß man denken, daß auch die Funktion der Parietalorgane ebenso allmählich und gleichmäßig mit dem Wachstum des Tieres sich entfaltet, oder umgekehrt, wenn es gelingt, die Funktion der Parietalorgane beim erwachsenen *Petromyzon* in bestimmter Weise zu verstehen, wir dieselbe Funktion auch bei *Ammocoetes* annehmen können.

Nun haben wir in letzter Zeit in der Nowikoffschen Untersuchung genügende Beweise erhalten, um das Pinealorgan bei *Petromyzon* ebenso wie das Parietalorgan bei Eidechsen als photoperceptorisches Organ zu betrachten. Nowikoff (24) hat nämlich gefunden, daß in den Stützzellen des Parietalorgans der Eidechsen (*Lacerta agilis* und *Anguis fragilis*) die Beleuchtung Bewegungen des Pigments hervorruft, welche den Umlagerungen der Pigmentkörnchen im Epithel der Netzhaut der lateralen Augen der Wirbeltiere oder in den Augen der Wirbellosen ähnlich sind. Müssen wir glauben, daß diese beiden Organe von so ähnlichem Bau verschiedenen Funktionen dienen sollen? Welche Stellung müssen wir weiter zur Behauptung von Retzius nehmen, daß das Pinealorgan von *Ammocoetes* sicher kein Auge ist? Bei ganzer Hochachtung vor den Arbeiten von Studnicka und von Nowikoff, welche die Augennatur der Parietalorgane so wahrscheinlich machen, können wir die Meinung eines in Untersuchung des Nervengewebes mit spezifischen Methoden so geübten Forschers wie Retzius nicht ohne weiteres ablehnen.

Aus den angegebenen Gründen halte ich dafür, daß weiteres Eindringen in das Wesen der Parietalorgane ohne Anwendung spezifischer Methoden kaum möglich sei. Aber auch für die andre Seite der Frage, die vergleichend-anatomische Auffassung der Parietalorgane ist die feinere histologische Untersuchung, nach meiner Meinung, unumgänglich. Ich meine dabei den Vergleich der Parietalorgane mit den Lateralaugen der Wirbeltiere; es ist wohl allgemein bekannt, daß über die Beziehungen zwischen diesen Organen schon manche weitgehenden Hypothesen angestellt worden sind, meistens ohne Berücksichtigung der feineren Struktur der Organe, nur an der Hand ihrer allgemeinen Bauart (Studnička [32, 34], Schimkewitsch [29], Nowikoff [24]) oder nur embryologischer Tatsachen (Beranek [4], Locy [21], Hill

[17]). Am besten sind solche Betrachtungen von Studnicka begründet, welcher nach der Bekanntschaft mit der Struktur der unteren Wand des Pinealorgans bei *Petromyzon* an den Eisenhaematoxylin-Präparaten zu dem Schluß gekommen ist, daß die ganze untere Wand auffallend an die Retina eines paarigen Wirbeltierauges erinnert, von dem sie jedenfalls darin sich unterscheidet, daß sie nicht umgekehrt ist.

Wollen wir aber genauer berücksichtigen, welche Strukturelemente dem genannten Verfasser den Anlaß gegeben haben, zu dieser Schlußbetrachtung zu kommen.

Nach seiner Betrachtung stellen die Zellen der unteren Wand des Pinealorgans keine Epithelzellen, sondern nur die Elemente dar, welche man in anderen nervösen Wänden der Zentralorgane des Nervensystems beobachten kann. Man muß unter ihnen die Ependymzellen, die Sinneszellen, die Neurogliazellen und die Ganglienzellen unterscheiden.

Die Ependymzellen des Pinealorgans nehmen mit ihren eigentlichen Körpern die ganze innere Hälfte der Dicke der unteren Wand des Organs ein. Ihre dünneren peripheren Fortsätze gelangen bis zur äußeren Grenze der Wand. Die meisten kleinen, feine Fortsätze aussendenden und außerhalb des Epithelverbandes liegenden Zellen sind sicher Neurogliazellen, die nur in der äußeren Hälfte der Dicke der Wand liegen. Die Sinneszellen liegen mit ihren Körpern hauptsächlich in der inneren Hälfte der Wand, ihre äußeren Enden biegen sich in die tangentiell verlaufenden Nervenfasern um. Die großen, außerhalb des Epithelverbandes liegenden, Żellen, die oft dicke Fortsätze aussenden, sind Ganglienzellen, welche nur in der äußeren Hälfte der Wand gelagert sind.

Ich muß gestehen, daß die angeführte Argumentation von Studnicka, so weit sie die Ähnlichkeit zwischen der Retina des Pinealorgans und derjenigen der lateralen Augen der Wirbeltiere betrifft, mir sehr leichtwiegend erscheint. Er spricht weiter selber ganz offen aus, daß die Art und Weise, auf welche die Elemente der Parietalorgane mit den Nervenfasern der äußeren Schicht der unteren Wand im Zusammenhange stehen, nicht genug bekannt ist. Schuld daran ist nach seiner Meinung die Unzulänglichkeit der speziellen neurologischen Methoden bei diesen meist stark pigmentierten Organen. Speziell für *Petromyzon* läßt der Verfasser unentschieden, ob die äußeren Fortsätze der Sinneszellen direkt in das Gehirn verlaufen oder zu den Ganglienzellen des Pinealorgans in irgendeiner Beziehung stehen.

Es ist zurzeit ganz klar, daß man bei solchen Voraussetzungen

den wunderbaren komplizierten Apparat der Netzhaut der lateralen Augen der Wirbeltiere, welcher uns schon seit Jahrzehnten so genau, wie es nur bei der Anwendung spezieller Methoden möglich ist, bekannt ist, sich nur in äußerst schematischer Weise vorstellen muß, um seine Ähnlichkeit mit dem retinalen Apparat des Pinealorgans anzunehmen. Wenn auch die funktionelle Analogie dieser Organe höchst wahrscheinlich ist, brauche ich in keiner Weise ihre morphologische Homologie als bewiesen zu betrachten.

Da unter den zahlreichen Untersuchungen über die Parietalorgane diejenigen mit der Anwendung spezieller Methoden sehr spärlich sind, fürchte ich von vornherein, daß meine Untersuchungen von den Kollegen, welche die Serienpräparate und die Hämatoxylinfärbung als höchste Leistung der histologischen Technik betrachten, mit Mißtrauen aufgenommen werden. Der Fall Deineka-Goldschmidt-Dogiel (Das Nervensystem von *Ascaris*) gibt mir Veranlassung, diese Voraussetzung auszusprechen. Um die mögliche Harmonie zwischen den Ergebnissen der spezifischen und nicht spezifischen Methoden zu gewinnen, hatte ich eine ganze Reihe von Fixationen und Färbungen unternommen, welche für die Hauptaufgabe meiner Untersuchung schließlich ganz entbehrlich erschienen. Dabei entdeckte ich aber manche Einzelheiten, welche ich vorläufig gar nicht als endgültig festgestellt betrachten kann; wenn ich sie hier anführe, will ich damit die Möglichkeit zeigen, daß diese Einzelheiten Ausgangspunkte für neue Untersuchungen der Parietalorgane sein können. Am wichtigsten unter diesen Einzelheiten halte ich die Merkmale der secretorischen Tätigkeit der Stütz- oder Ependymzellen der Parietalorgane.

Um die Bedeutung dieser Merkmale verständlich zu machen, muß ich wieder die allgemeinen Schlußbetrachtungen von Studnička anführen, welcher die Sache wirklich in meisterhafter Weise verarbeitet hat. Er hat nämlich die Tatsachen der merkwürdigen morphologischen Umwandlung des Pinealorgans in der Reihe der Wirbeltiere in geschickter Weise zusammengestellt. Er nimmt auch an, daß dabei ebenfalls ein Funktionswechsel statthatte. Das Pinealorgan wird schon bei Teleostiern zum secretorischen Organ und bekommt die Gestalt der tubulösen oder acinösen Drüse dadurch, daß an seinen Wänden sich in den Innenraum des Organs hineinragende Falten und Zwischenwände bilden. Dank diesen Umwandlungen können jetzt die Blutcapillaren tiefer in das ganze Pinealorgan hineindringen. Die originelle Erscheinung besteht dabei darin, daß diese drüsenähnlichen Pinealorgane die Struktur der Sinnesorgane noch in bedeutendem Maße

bewahren können. Sie verlieren, nach Ansicht von Studnicka, ihre Bedeutung eines Sinnesorgans noch nicht, da die Struktur ihrer Wände dieselbe bleibt, wie sie früher war, und die Verbindungen ihrer nervösen Elemente mit dem Gehirn allem Anscheine nach bestehen. Die Bauweise des noch als Sinnesorgan funktionierenden Pinealorgans kann in solcher Weise schon umgestaltet werden, daß es einigermaßen die Ähnlichkeit einer Drüse bekommt, und es wird schwer sein — nach der Meinung des Verfassers — zu sagen, wo die ersten Anfänge dieser Änderungen zu suchen sind.

Bei solchem Zustand der Frage wäre es nach meiner Meinung sehr wichtig, die Anfänge der secretorischen Tätigkeit schon in den anerkannt photoreceptorischen Parietalorganen zu entdecken. Wir möchten dann schon nicht, wie Studnička es tut, von funktionellen Modifikationen, sondern nur von der weiteren Entfaltung einer schon von Haus aus vorhandenen Tätigkeit sprechen, was uns vielleicht der Lösung der Frage nach der wirklichen Funktion dieser scheinbar photoperceptorischen, in Wirklichkeit noch sehr rätselhaften Organe näher bringen könnte.

Wenn man die in der Literatur vorhandenen Beschreibungen der Parietalorgane genau berücksichtigt und die Aufmerksamkeit auf die Tatsache richtet, daß das Pigment und die Sinneszellen in diesen Organen sogar in den Fällen vorhanden sind, in welchen man noch keine Ahnung von der Funktion des Organs hat, kann man nicht den Gedanken los werden, daß die Funktion der Parietalorgane etwas mehr als rudimentär photoperceptorisch sei. Zu ähnlicher Auffassung kam Studnička schon im Jahre 1900 und wiederholte im Jahre 1912 buchstäblich (35) folgendes: »In der Regel hält man die Parietalorgane für Rudimente von ehemals besser entwickelten Organen; mit größerer Berechtigung kann man aber, wie ich schon einmal darauf hingewiesen habe, in ihnen Organe erblicken, deren Aufgang und Verfall sich noch heute verfolgen läßt«. Ich glaube, daß diese rein morphologisch klingende Behauptung den von mir supponierten physiologischen Sinn hat.

Man kann kaum in andrer Weise dieses hartnäckige Bewahren der Sinneszellen im Pinealorgane bei Teleostiern oder in der Epiphyse bei Vögeln (bei *Melagris* nach Studnička [34]) oder die Anhäufung des Pigments in der Epiphyse bei Sauriern erklärlich machen. Sonst könnte man fragen, welchen Sinn gerade die die photoperceptorische Funktion störende Ansammlung der runden pigmentierten Zellen in der Mitte der Linse des Parietalauges bei Sauriern haben muß, die sogar keine

Seltenheit darstellt (SPENCER 1876). Diese Tatsache einfach mit der Bemerkung abzutun, daß die betreffenden Organe zugrunde zu gehen bestimmt sind (STUDNIČKA [34]), das ist doch wohl nicht angängig schon deswegen, weil dieses Zugrundegehen niemals beobachtet worden ist.

Alle diese Erscheinungen veranlassen nach meiner Meinung eine Revision der ganzen Frage über die morphologische Bedeutung der Parietalorgane mit Hilfe eingehender und speziellerer morphologischer Analyse.

Ich möchte damit nicht behaupten, daß mir diese Analyse im gegebenen Fall gelungen ist. Dazu fehlt mir der zuverlässige vergleichend-anatomische Boden. Ich glaube aber, daß in diesem von speziellen histologischen Methoden so vernachlässigten Gebiet die richtige Fragestellung ebenfalls von Wert ist. Man muß nicht als erwiesen das, was noch lange nicht erwiesen ist, betrachten. In dieser Beziehung halte ich die Idee von STUDNIČKA, die Parietalorgane in die Gruppe seiner Ependym-Sinnesorgane einzureihen, für eine ganz fruchtbare. STUDNIČKA bemerkt nämlich (35), daß es ganz primitive Formen der Parietalorgane (Pinealorgane mancher Teleostier und Ganoiden z. B.) gibt, die von sackförmiger Gestalt sind und die überall zwischen den typischen Ependymzellen Sinneszellen eingestreut haben. Ich konnte in meiner Arbeit über die »centralen Sinnesorgane« bei *Petromyzon* der STUDNIČKAschen Auffassung eine wesentliche Stütze geben, als ich entdeckt hatte, daß das Ependym des Centralnervensystems bei *Petromyzon* fast nach seiner ganzen Ausbreitung Sinneszellen enthält und also als ein oder mehrere Sinnesorgane fungiert. Die Parietalorgane kann man, meiner Meinung nach, als spezielle Epithelsinnesorgane mit einer noch nicht bekannten Funktion, welche für sie primär ist, betrachten, und die photoperceptorische Funktion ist vielleicht bei ihnen nur eine sekundäre und komplementäre Funktion. Selbstverständlich muß es von Wert sein, das Vorhandensein einer andern Funktion neben der photoperceptorischen in dem Parietalorgane beweisen zu können.

Eine spezielle Bedeutung kommt der Frage nach dem Wesen der Ausfüllungsmasse des Binnenraums der Parietalorgane zu. STUDNIČKA (34), wie viele andre Untersucher haben im Hohlraum der Parietalorgane gewisse morphologische Bestandteile beschrieben. Sie sollen im genetischen Zusammenhange mit den Zellen des Parietalorganes selber stehen. Sie sind zum Teile Fortsätze der Zellen des Parietalorganes selber. Demgegenüber versichert NOWIKOFF (24), daß die im sogenannten Glaskörper des Parietalauges vorkommenden Zellen aus

dem Mesoderm entstehen und sekundär ins Parietalorgan hineindringen, er läßt aber gleichzeitig zu, daß andre morphologische Elemente des Glaskörpers jedenfalls den Wandzellen des Organs angehören.

Ich brauche wohl nicht ausführlich zu beschreiben, welche Bedeutung dieser Behauptung vom neuroglialen Ursprung und von der ectodermalen Natur des Glaskörpers im Parietalauge für die Lehre von der Entstehung des Glaskörpers der lateralen Augen (Kölliker, Rabl, Szili) hatte. Die Bezeichnung Glaskörper war irreführend und, ohne die Homologie der mit diesem Wort gestempelten Gebilde bewiesen zu haben, hoffte man im ectodermalen Ursprung des Glaskörpers der Parietalorgane die Bestätigung der ectodermalen Entstammung des Glaskörpers der lateralen Augen zu finden.

Nowikoff (24) hat die widersprechenden Punkte in dieser Frage schon ganz bestimmt gezeigt. Die Glaskörperfasern der lateralen Augen sollen von den Stützzellen der Retina entspringen und von der äußeren Oberfläche der sekundären Augenblase abgehen, während im Parietalorgan die Sinneszellen selber sich in den Glaskörper fortsetzen. In einer ganz neuen Richtung betrachtet Studnička (36) die Glaskörperfrage bei den Parietalorganen in seiner neuen Veröffentlichung. Er zählt die morphologischen Elemente des Glaskörpers im Pinealauge dem »extracellulären Protoplasma« zu, welchem Begriff er jetzt eine sehr allgemeine und weitgehende Bedeutung geben will. Reell findet er aber in den Parietalorganen Gebilde, welche zu diesem neuen Begriff sehr wenig passen. So hat er z. B. bei *Raia* im Glaskörper des Pinealorgans das kernhaltige Symplasma beobachtet, in welches massenhaft Neurogliafasern hineingedrungen sind. »Was dies zu bedeuten hat, kann ich nicht sagen«, bemerkt er neulich (36) über diese seine Beobachtung.

Wir aber können von vornherein sagen, daß der Studničkasche Begriff des extracellulären Protoplasmas vielleicht nicht so umfassend ist, daß alle Strukturen des Glaskörpers der Parietalorgane durch diesen Begriff verständlicher werden könnten. Um das Recht zu haben, von extracellulärem Protoplasma zu sprechen, muß man nicht nur formell, sondern ganz reell die Grenzen der Zelle bzw. des Zellkörpers in jedem konkreten Fall bestimmen. Hat das Studnička getan? Ich glaube nicht, so weit es die Parietalorgane anbelangt. Man findet nirgends im Artikel von Studnička die Bestimmung, was er als Zellgrenze annimmt. Die Frage über die Natur des Glaskörpers der Parietalorgane ist also noch lange nicht in die richtige Bahn geleitet.

In solcher Weise häufen sich die Probleme schon bei dem kritischen

Zusammenstellen der betreffenden Literaturangaben an. Noch bedeutender vergrößert sich die Reihe der Fragen, welche erst bei der Untersuchung entstehen und die nur unten besprochen werden können. Ich will nicht am Raum sparen, um diese Fragen allseitig zu analysieren, da nach meiner Überzeugung die Histologie der Parietalorgane wichtige Ergebnisse künftigen Forschern versprechen kann.

Um die sichere Einsicht in die behandelten Verhältnisse zu bewahren, mußte ich zwei Vorarbeiten ausführen lassen und vor dem Schluß dieser Untersuchung drucken lassen: »Zur Anatomie des Auges der Kröte« (40) und »Die centralen Sinnesorgane bei *Petromyzon*« (41). Ich kann hier die Bemerkung nicht unterlassen, daß in erster Veröffentlichung ich schon eine vorläufige Mitteilung über die Ergebnisse meiner Untersuchung über die Parietalorgane bei *Petromyzon* gemacht und mitgeteilt hatte, daß man die unpaaren Augen der Wirbeltiere nicht ohne weiteres mit den paarigen lateralen Augen homologisieren darf. Ich gelangte weiter auf Grund der Struktur der lateralen Wirbeltieraugen zur Schlußbetrachtung, daß die Struktur der unpaaren Augen keine genetischen Beziehungen zur Entstehung der paarigen Augen (gegen Schimkewitsch und Jelgersma) hat. Jetzt will ich diese Schlußfolgerung mit Hilfe der Beobachtungen über die Struktur der Parietalorgane auf ihre Gültigkeit prüfen.

Material und Methode.

Mein Material bestand in den Herbstmonaten hauptsächlich aus erwachsenen Neunaugen aus der Newa, in den Frühjahrs- und Sommermonaten aus *Ammocoetes* von demselben Tier. Die Art der Neunaugen bezeichne ich als *Petrom. fluviatilis.*

Für die Fixation brauchte ich von *Ammocoetes* ganze Köpfe, beim Neunauge ist es besser, zuerst die obere Partie des Kopfes mit dem Scheitelfleck, den Pinealorganen und der oberen Gehirnhälfte mit einem scharfen Rasiermesser durch einen horizontalen Schnitt abzutrennen und dann nur diese obere Partie des Kopfes zu fixieren. Die Abtötung der Tiere geschah immer ohne Narcotica, durch einfaches Zerschneiden des Körpers mit Scheren in mehrere Stücke.

Ich könnte kaum ein andres Gebilde nennen, welches so empfindlich gegen die Wirkung der Fixationsflüssigkeiten ist, und so leicht Artefacte zeigen kann, wie die Parietalorgane des *Petromyzon*, besonders das Pinealorgan desselben. Jedes neue Fixierungsmittel gibt ein andres Bild. Man sieht nach den verschiedenen Fixationen so verschiedene Bilder, daß man anfangs keine Ahnung haben kann, welches

von diesen Bildern den vitalen Verhältnissen entspricht. Dabei ist zu bemerken, daß diese Behauptung nicht nur die feinere Struktur der Zellen, sondern auch die Erhaltung der Gesamtform des Pinealorgans betrifft.

Nach einigen Fixationen scheinen die Zellen des Pinealorgans dicht nebeneinander zu liegen, nach andern sieht man zwischen ihren äußeren Enden ansehnliche Lücken. An einigen Präparaten erhält sich innerhalb des Pinealorgans nur ein spaltförmiger Raum, in welchem die Zellen der oberen Wand unmittelbar die Kuppen der Sinneszellen berühren, in andern Fällen ist eine größere Höhle vorhanden, welche mit dem Gebilde ausgefüllt ist, das die meisten Forscher als Glaskörper des Pinealorganes bezeichnen. Manchmal fehlt dieser Glaskörper am Präparat vollständig.

Auf Grund der angeführten Besonderheiten der Wirkung der Fixationsgemische stellte ich eine Reihe von Versuchen an, um zu erfahren, welche unter denselben die besten für das Pinealorgan sind.

Am besten wird die Gesamtform des Organs bei der Fixierung mit Osmiumsäure enthaltenden Gemischen, also mit starker und schwacher FLEMMINGscher Flüssigkeit; die MEVESsche und die DUESBERGsche Flüssigkeit sind auch in dieser Beziehung vorzüglich und eignen sich für die Untersuchung der Zellen, da sie am besten die in den Innenraum des Organs hineinragenden Zellenfortsätze erhalten. Sie sind aber für die Untersuchung der Stützzellen wenig passend, da sie die Zellgrenzen undeutlich machen und die Färbung der Sinneszellen und der Stützelemente wird nach ihrer Wirkung wenig different.

Für letzteren Zweck eignen sich die Sublimatgemische, wie ZENKERsche Flüssigkeit, ZENKER-Formol und sogar ZENKER-Formol-Osmium. Aber gerade bei Sublimat und Sublimatgemischen wird der Binnenraum des Pinealorgans vergrößert, und innerhalb desselben erscheinen die Strukturen, welche den Forschern den Anlaß gegeben hatten, vom Glaskörper des Pinealorgans zu sprechen. In ähnlicher Weise wirken Alkohol und Alkohol-Formolgemische; noch mehr vergrößert sich der Binnenraum bei der Wirkung der Chrom- und Pikrinsäure.

Das Parapinealorgan scheint etwas weniger empfindlich gegen Fixationsflüssigkeiten zu sein, aber auch sein Binnenraum ist nach allen Fixationen weiter als an den mit FLEMMINGscher oder MEVESscher Flüssigkeit fixierten Präparaten. Ich möchte aber keine der von mir angewendeten Fixierungsflüssigkeiten als die beste bezeichnen, da alle in einigen Beziehungen gut und in andern Beziehungen schlecht sind.

Nur durch das kritische Überlegen der Ergebnisse jeder Fixationsflüssigkeit kann man die Struktur der Parietalorgane richtig auffassen.

Unter den Färbungsmethoden erwiesen sich die MALLORYsche Anilinblaufärbung und die HEIDENHAINsche Hämatoxylinfärbung als besonders günstig. Nach der Fixation mit Osmiumsäuregemischen gebrauchte ich mit Erfolg die Phenosafranin-Lichtgrünfärbung oder die Phenosafranin-Wasserblau-Pikrinsäurefärbung. Das Verfahren nach BENDA ist nur für die Untersuchung der Stützzellen brauchbar. Über die Wirkung und die Bedeutung einiger andrer von mir angewendeten Fixations- und Färbungsmethoden werde ich unten in jedem speziellen Fall berichten, jetzt aber will ich eingehender die spezifische, Nervenzellen darstellende Methode beschreiben, um andern Untersuchern, welche ihre Kräfte der Untersuchung der Parietalorgane bei andern Wirbeltieren zuwenden wollen, die Möglichkeit, spezifische Färbung zu erzielen, zu geben.

Die Silberfärbung nach GOLGI gelingt am Pinealorgan von *Petromyzon* ohne besondere Mühe, sie ist aber nur wenig brauchbar, da auf den Querschnitten nur das Aussehen der Sinneszellen richtig wahrzunehmen ist. Sie gibt aber keine Vorstellung von der Form und der Ausbreitung der Ganglienzellen. Für die Untersuchung der Ganglienzellen sind Flächenbilder der Parietalorgane notwendig. Deswegen richtete ich meine Aufmerksamkeit hauptsächlich auf die Methylenblau-Methode, die mir schon von den ersten Versuchen an das beste leistete.

Um eine gute Färbung der Parietalorgane mit Methylenblau zu erreichen, ist die besondere Präparation derselben nötig. Man hat die Aufgabe, die Parietalorgane der Farblösung und dem Sauerstoff der Luft zugänglich zu machen. Nun hängt diese Präparation nicht nur von der Handfertigkeit, sondern auch vom glücklichen Zufall ab, so daß man für die erfolgreiche Färbung eine ganz beträchtliche Menge von Tieren vorrätig haben soll.

Die Präparation der Pinealorgane beim erwachsenen *Petromyzon* besteht in folgenden Manipulationen. Dem lebendigen Tier wird ohne jede Narkose der Kopf genommen. Die abgetrennten Köpfe bleiben noch innerhalb einer Stunde lebendig. Nachdem ich ungefähr zehn solche Köpfe abgeschnitten habe, gehe ich zur Präparation der Parietalorgane über. Ich halte einen im Tuch liegenden Kopf mit der linken Hand und schneide mit scharfem Rasiermesser von der oberen Seite des Kopfes ein Stück ab, um mit ihm zusammen die Parietalorgane

vom Gehirn loszutrennen. Nach einigen Vorversuchen gelingt es tadellos. Dann liegen die Parietalorgane der unteren Seite des abgetrennten Kopfstückes an und dank dem weißen Pigment des Pinealorgans sind sie gut sichtbar. Für die weitere Färbung eignen sich nur diejenigen Stücke, welche die nicht in ihrer Lage gestörten Parietalorgane enthalten.

Nun lege ich die abgeschnittenen Kopfstücke auf den Objektträger mit den Parietalorganen nach oben gerichtet. Die Schädeldecke bildet dann in der Gegend, wo die Parietalorgane liegen, eine Vertiefung, in welcher sich die aus den Gefäßen austretenden Bluttropfen sammeln. Mit einem fein auslaufenden Streifen Filtrierpapier muß man das Blut absaugen und die gebliebenen Gehirnteilchen entfernen.

Die Parietalorgane liegen jetzt in solcher Weise, daß sie mit ihren unteren, Sinneszellen enthaltenden Seiten nach oben zugekehrt sind. Mit einer $^1/_8\,^0/_0$igen Methylenblaulösung in 0,75$^0/_0$iger Kochsalzlösung befeuchtet, werden sie mit dem Objektträger in die feuchte Kammer gestellt. Nach einer halben Stunde des Aufenthalts in der feuchten Kammer muß man die weitere Färbung nach jeder Viertelstunde unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrößerung kontrollieren.

Nach der Befeuchtung der Stückchen mit der Methylenblaulösung fangen die Sinneszellen schon nach 10—20 Minuten sich zu färben an. Die Ganglienzellen zeigen die Färbung erst viel später an. Im allgemeinen dauert die Färbung ungefähr zwei Stunden. Sobald die Färbung genügend vollkommen ist, nehme ich die Objektträger aus der feuchten Kammer heraus und lasse sie 10—30 Minuten frei an der Luft liegen. Darauf folgt die gewöhnliche weitere Behandlung mit der Molybdaen-Ammoniumlösung usw.

Ich lege besonderes Gewicht auf diesen letzten Moment der Behandlung bei der vitalen Färbung der Stückchen, welche einige Austrocknung des Präparats bedingt. Diese Austrocknung bewirkt eine besonders gesättigte Färbung der nervösen Elemente, und manche Einzelheiten, wie z. B. die Endausbreitungen des Dendriten der Ganglienzellen, treten erst bei dieser Austrocknung auf. Es scheint, daß die bei der Färbung in der feuchten Kammer die Stückchen bedeckende Flüssigkeitsschicht den Zutritt des Sauerstoffs zu den Nervenelementen der Parietalorgane verhindert.

Die Austrocknung des Präparates muß natürlich nicht eine gewisse, nur durch Erfahrung erkennbare Grenze überschreiten, sonst geht die ganze Färbung verloren.

Die beste Färbung der Nervenelemente des Pinealorgans wird in

dem Falle möglich, wenn durch die Richtung des Schnittes das Parapinealorgan entfernt worden ist. Dadurch bleibt die untere Wand des Pinealorgans vollkommen frei und dem Eindringen der Farblösung in das Organ steht kein Hindernis entgegen. Selbstverständlich ist, daß solche Schnittrichtung nur zufällig erlangt werden kann. Da das Parapinealorgan dem Ganglion habenulae dicht anliegt, ist es viel schwerer, die untere Wand des Parapinealorgans, wenn dasselbe im Präparat vorhanden ist, ebenso frei zu bekommen. Deswegen gelingt die vollständige Färbung der Nervenelemente des Parapinealorgans viel seltener als beim Pinealorgan. Dabei bleiben beim Parapinealorgan zu oft die Stückchen der Ependymmembran des Gehirns, welche sehr störend für die Färbung sind, zurück. Die weitere Präparation, mit dem Ziel, diese Stückchen zu entfernen, hilft gewöhnlich gar nicht und bei dem Versuch, das Parapinealorgan von ihnen frei zu machen, wird gewöhnlich der ganze Komplex der Parietalorgane geschädigt oder abgerissen.

Bei *Ammocoetes* ist das Pinealorgan mit dem Schädeldach viel schwächer verbunden als bei *Petromyzon* und bei dem beschriebenen Präparationsverfahren wird es meistens vom Schädeldach abgerissen. Ich war deswegen gezwungen, die Parietalorgane von *Ammocoetes* mit dem Gehirn zusammen aus dem Schädel herauszupräparieren. Zu diesem Zweck schneide ich den oberen Kopfteil mit einem nicht besonders scharfen Rasiermesser ab, um das Gehirn bloßzulegen. Dabei werden an einigen Präparaten die Parietalorgane nicht abgeschnitten, sondern nur mit dem Messer von der Schädeldecke abgerissen und bleiben im Zusammenhang mit dem Gehirn. Ein andrer Schnitt soll unterhalb des Gehirns gehen. Die in solcher Weise gewonnenen Ausschnitte des Kopfes werden genau ebenso wie die Parietalorgane von *Petromyzon*, mit Methylenblaulösung gefärbt, nur müssen hier die Stückchen während der Färbung noch zweimal befeuchtet werden, da die Farblösung vom Gehirn zu leicht abfließt. Dabei kommt es nicht selten vor, daß das Pinealorgan mit seiner unteren Wand nach oben gekehrt wird und die Färbung der Nervenzellen genau so wie bei *Petromyzon* sich vollzieht.

Die schließliche Halbaustrocknung der Präparate, wie oben angegeben wurde, ist auch hier nützlich, fordert aber größere Aufmerksamkeit, da die Parietalorgane bei *Ammocoetes* schnell trocken werden.

Nach der Behandlung der Stückchen mit 10%iger Molybdaen-Ammoniumlösung muß man sie in destilliertes Wasser überführen. Die Präparate von *Ammocoetes* werden dann mit dem Gehirn zusammen

behandelt und in Kanadabalsam eingeschlossen. Die Parietalorgane von *Petromyzon* fordern eine weitere Präparation.

Nach dem Aufenthalt im Wasser während 10 Minuten werden sie herausgenommen und von der Hautseite her ein wenig mit Filtrierpapier abgetrocknet. Man muß jetzt die Parietalorgane von der übrigen Masse des Stückchens abtrennen. Ich mache es in folgender Weise. Die Hautseite des Stückchens wird mit den Fingern der linken Hand leicht umgebogen, so daß die gefärbte Seite mit den Parietalorganen gewölbt wird. Ich trenne mit dem Rasiermesser die seitlichen Muskelmassen von der Parietalcornea ab und schneide die Parietalorgane mit einer möglichst dünnen Schicht der Cornea durch einen horizontal geführten Schnitt ab. Diese Corneaschicht rettet die Parietalorgane vor dem Berühren mit Instrumenten bei weiterer Bearbeitung. Die in solcher Weise herauspräparierten Parietalorgane müssen noch eine halbe Stunde in destilliertem Wasser liegen, dann erst soll die Entwässerung folgen.

In Kanadabalsam hindert die Corneaplatte etwas die Durchsichtigkeit des Präparats, besonders wenn dasselbe sich zu dunkel färbt. In diesem Fall trenne ich schon in Kanadabalsam mittelst feinster Nadeln die Parietalorgane von der Corneaplatte ab und lasse nur die ersteren in Kanadabalsam bleiben. Diese Manipulation erfordert Lupen-Vergrößerung.

Durch diese Bearbeitung wird das weiße Pigment der Stützzellen des Pinealorgans in keiner Weise vernichtet und bildet bei der Untersuchung des Präparats unter dem Mikroskop ein recht störendes Hindernis, da das Präparat bei schwacher Vergrößerung ganz undurchsichtig bleibt. Aber bei der Anwendung der Ölimmersion (Zeiss 2,0 mm Apert. 1.30) und des stark kondensierten Auerlichts ist mir die Verfolgung der feinsten Verzweigungen der Nervenzellenfortsätze in den meisten Fällen gelungen. Ein guter Beleuchtungsapparat ist zu diesem Zweck ganz unbedingt nötig. Zufällig findet man Pinealorgane, welche sehr unbedeutende Menge von Pigment enthalten und die daher keine Schwierigkeiten der Untersuchung bieten.

Bei intensiver und prolongierter Färbung des Pinealorgans werden nicht nur die nervösen Elemente der unteren, sondern auch dieselben der Pellicula gefärbt, so daß es keine Veranlassung gab, besondere Kunstgriffe für die Färbung der oberen Wand des Organes zu suchen. Anders war es mit der Notwendigkeit, die Flächenbilder, welche man nach oben beschriebenem Verfahren bekommt, durch die Querschnitte zu vervollständigen. Einerseits können hier die Golgi-

Präparate helfen, andererseits hatte ich das Bestreben, die vollständige Methylenblaufärbung der Parietalorgane auch in dieser Beziehung auszunutzen. Mein Verfahren war dabei folgendes.

Die mit destilliertem Wasser ausgewaschenen Corneaplatten mit den an ihnen haftenden Parietalorganen werden mit Alauncarmin gefärbt und dann entwässert in Xylol übergeführt. Die vollständig aufgehellten Stückchen werden in Paraffin eingebettet. Die Präparate müssen natürlich in allen Reagentien nur die kürzeste notwendige Zeit verweilen, sonst geht die Färbung verloren oder die Sinneszellen schrumpfen im höchsten Grade.

Das Schneiden der Parietalorgane selber mit dem Mikrotommesser bietet wohl keine Hindernisse, die Corneaplatte schneidet sich aber sehr schlecht und wegen ihrer Sprödigkeit geht sehr oft das ganze Präparat zu Grunde. Man erzielt also befriedigende Resultate nur bei Präparaten mit möglichst dünnen Corneaplatten. In diesem Fall gelingt es meistens sogar, sehr dünne Serienschnitte zu erhalten. Um die Sinneszellen mit den Verästelungen ihrer äußeren Enden auf den Querschnitten verfolgen zu können, müssen die Querschnitte nicht dünner als 20 μ sein. Wie ich schon oben über die GOLGI-Präparate ausgeführt habe, sind die Querschnitte nur für die Untersuchung der Sinneszellen nützlich, für die vielgestaltigen Ganglienzellen mit ihren tangential verlaufenden Fortsätzen taugen die Schnittserien gar nichts. Nur die Kombination beider Präparatarten — der Flächenpräparate oder Totopräparate mit den Schnittserien — löst die Aufgabe in genügender Weise.

Außer der GOLGI- und Methylenblaufärbung habe ich viele Versuche mit der RAMÓN-Y-CAJALschen Neurofibrillenfärbung angestellt, aber ohne Erfolg. Auf denselben Serienschnitten durch das Gehirn, wo die Gehirnelemente in vorzüglichster Weise nach dem RAMÓN-Y-CAJALschen Verfahren gefärbt wurden, ist im Pinealorgan und im Parapinealorgan keine Spur von der Silberfärbung vorhanden. Ich wendete auch zahlreiche Modifikationen der Methode an, aber alles war umsonst. Höchstens im Nervus pinealis kann man die Nervenfasern färben und sie ins Gehirn hinein verfolgen, nicht aber ihren Zusammenhang mit den Sinnes- oder Ganglienzellen im Pinealorgan. Ebensowenig konnte ich auch mit der Färbung nach BIELSCHOWSKY erzielen.

Die Methylenblaufärbung eignet sich vorzüglich für die Darstellung des Pinealnerven, um seinen Verlauf bis in das Gehirn hinein zu verfolgen. Zu diesem Zweck ist es notwendig, den oberen Kopfteil bei der Präparation so abzuschneiden, daß nur die Parietalorgane mit dem

Messer zerstört werden. Darauf muß man mit feiner Schere den dünnen Rest der Schädeldecke zu entfernen suchen und den Pinealnerven in Zusammenhang mit dem Gehirn lassen und dann das ganze Stück des Kopfes mit Methylenblaulösung färben. Nach der Fixation des ganzen gefärbten Stückes mit Molybdaen-Ammoniumlösung muß man das Gehirn vorsichtig herauspräparieren, um es weiter zu behandeln.

Die Methylenblaumethode war mir auch in andern Beziehungen dienstbar; ich konnte z. B. mit ihr die bindegewebigen Zellen der Parietalcornea besser als mit andern Methoden darstellen.

Für die Untersuchung der Intercellularsubstanzen der Cornea mußte ich eine ganze Reihe von Methoden ausprobieren, welche ich glücklicherweise von vornherein planmäßig und zielbewußt auswählen konnte. Studnicka (33, 34) erwähnt ganz kurz, daß bei *P. marinus* die mittlere Corneaschicht des Parietalflecks ein Schleimgewebe darstellt und daß bei *P. fluviatilis* solches Schleimgewebe der Parietalcornea fehlt.

Ich aber konnte schon bei den ersten Schritten der Untersuchung mich überzeugen, daß gerade bei *P. fluviatilis* und bei *Ammocoetes* das vermeintliche Schleimgewebe außerordentlich schön ausgebildet ist und daß es nicht ohne weiteres den Namen »Schleimgewebe« verdient.

Nach den ersten Versuchen mit verschiedenen Fixierungsgemischen war mir klar, daß das Studnickasche Schleimgewebe mit dem basophilen Bindegewebe, welches ich in der Wand der Bluträume der Sinushaare verschiedener Tiere wahrnehmen konnte (39), übereinstimmt. Ohne die Frage zu entscheiden, ob hier wirklich eine Art des Schleimgewebes vorliegt, bezeichne ich dieses Gewebe nach den Merkmalen, welche ich unten anführen werde und noch ausführlicher in einer nächsten Veröffentlichung zu begründen hoffe, als »Chondroidgewebe«. Dieses Gewebe zeichnet sich durch seine basophile Grundsubstanz aus.

Ich habe schon in meiner Untersuchung über die Sinushaare angedeutet, daß das Vorkommen des Chondroidgewebes im Körper der Wirbeltiere in keiner Weise nur auf die Sinusshaare sich beschränkt, sondern daß es überhaupt in verschiedenen Organen vorhanden ist; fast regelmäßig blieb das Chondroidgewebe von den Untersuchern unbemerkt, da diese Bindegewebsart nur nach einigen ganz bestimmten Fixationen ihre wesentlichen Bestandteile bewahrt.

Für die Erhaltung dieser Bestandteile des Chondroidgewebes sind, nach meinen Untersuchungen, möglichst neutrale Reagentien notwendig. Reine Sublimat- oder Sublimat-Kochsalzlösung, absoluter Alkohol und 70%iger Alkohol mit kleinem Zusatz von Formalin sind

in dieser Beziehung die besten Mittel. Jede Behandlung mit Säure, von Cromsäure und Pikrinsäure angefangen, ruft die Lösung der basophilen Grundsubstanz hervor. Die Anwendung der schwachen Alkalilösungen oder das lange Verweilen im verdünnten Alkohol verändert die färberischen Eigenschaften des Gewebes und die basophile Färbung der Grundsubstanz bleibt aus. Damit aber wird nicht gesagt, daß die sauren Fixationsgemische hier nutzlos sind, im Gegenteil, nur durch die Wirkung verschiedenster Reagentien gelingt es, die wahre Natur des Chondroidgewebes zu verstehen.

Das leichteste Färbungsverfahren für den Nachweis des Chondroidgewebes ist die Haematoxylin-Pikro-Fuchsinfärbung nach v. Gieson. Man muß aber erst diese Färbung durch die vorläufigen Versuche am gegebenen Material ausprobieren und die richtige Konzentration des Pikro-Fuchsingemisches zu bestimmen suchen.

Ich habe das Chondroidgewebe der Parietalcornea mit gutem Böhmerschen Haematoxylin innerhalb einer Viertel bis halben Stunde gefärbt und dann nur 1—2 Minuten mit halbverdünntem Pikro-Fuchsin nachgefärbt. Die basophile Grundsubstanz muß bei dieser Färbung blau oder violett, die collogenen Fasern rot gefärbt sein.

Sehr gut ist auch die Hansensche Methylenblau-Pikro-Fuchsinfärbung. So viel ich mit diesen beiden Methoden arbeiten konnte, stimmen die Ergebnisse derselben hinsichtlich des Chondroidgewebes der Parietalcornea vollständig überein. Ich finde jedoch die Hansensche Methode in diesem speziellen Fall weniger bequem, als Hämatoxylin-Vorfärbung. Für den Knorpel mag die Hansensche Methode ganz vorzüglich sein, für das Chondroidgewebe paßt sie weniger dadurch, daß sie die Kerne nicht immer deutlich hervorhebt. Im Chondroidgewebe sind aber die Verhältnisse zwischen den Zellen und der basophilen Grundsubstanz gerade sehr interessant und verdienen die eingehendere Untersuchung. Für mich persönlich war die Anwendung der Hansenschen Methode gerade sehr wichtig, da ich mit Hilfe derselben sehr viele Übereinstimmungen zwischen dem Chondroidgewebe und dem Hyalinknorpel wahrnehmen konnte. Dank dieser Übereinstimmungen wähle ich für das basophile Bindegewebe den Namen »Chondroidgewebe«.

Noch wichtiger als diese färberischen Eigenschaften sind die Ergebnisse der Behandlung des Chondroidgewebes mit verschiedenen Reagentien und die Versuche mit künstlicher (Trypsin-) Verdauung, welche noch weitere strikte Beweise der verwandtschaftlichen Beziehungen des Chondroidgewebes zu dem Knorpel liefern.

Unter den nicht neutralen Fixationsgemischen und Flüssigkeiten ist für die Analyse der Bestandteile des Chondroidgewebes die FLEMMINGsche Flüssigkeit besonders geeignet. Sie entfernt durch Verflüssigen die basophile Grundsubstanz in solcher Weise, daß an Stelle derselben nur ein zartes Netz aus feinsten Grundsubstanzfibrillen bleibt, welches sich acidophil verhält.

Nach andern Säuren und Säuregemischen entsteht bei der Verflüssigung der Grundsubstanz die Vakuolisation derselben, welche die Anordnung der Stützsubstanzfibrillen sehr stört. Ich muß noch bemerken, daß bei der Fixation mit Alkohol-Formalinmischung das Erhalten der basophilen Grundsubstanz sehr von der absoluten Reinheit des Formalins abhängt. Zeigt die Mischung die saure Reaktion, (Ameisensäure!), dann entstehen wenn auch nicht besonders zahlreiche Vakuolen, welche am richtig fixierten Material gänzlich fehlen können.

Dieses von mir festgestellte Verhalten des Chondroidgewebes gegen die Reagentien macht die BJÖRLINGsche Färbung des von ihm entdeckten Mucoidgewebes in der Wand der Blutgefäße verständlich. BJÖRLING (5) hat nämlich unabhängig von meinen Untersuchungen über das basophile Bindegewebe der Sinushaare und wahrscheinlich ohne von meiner Arbeit zu wissen, die Beschreibung einer besonderen Bindegewebsart veröffentlicht. Die Ergebnisse der Beobachtungen von BJÖRLING decken sich ganz gut mit meinen Beobachtungen über das basophile Bindegewebe. Da die von BJÖRLING angegebene Färbungsmethode kaum als allgemein bekannt, am wenigsten wohl unter den Zoologen, betrachtet werden kann, will ich hier die BJÖRLINGsche Beschreibung dieser modifizierten UNNAschen Methylenblau-Anilin-Alaunmethode buchstäblich anführen.

Das Präparat (nach meiner Erfahrung muß es unbedingt ein Paraffinschnitt sein, was von BJÖRLING nicht angegeben wurde) kommt aus dem Wasser nur so lange in polychrome Methylenblaulösung, bis alle Bestandteile vollständig durchgefärbt sind, nicht länger aber als $^3/_4$ Minute (für die Parietalcornea ist längere Färbung notwendig). Darauf folgt Abspülen im destillierten Wasser, Abtrocknen mit Filtrierpapier und Übergießen mit einer Mischung (oder Untertauchen innerhalb einer Minute) von 3 Teilen Xylol — 2 Teilen Alkohol und dann mit reinem Xylol (1 Minute). Weiter folgt die Differenzierung mit Anilin-Alaungemisch. Diese Mischung bereitet man in folgender Weise: in eine mit Anilin gefüllte Flasche (50 gr.) schüttelt man so viel Alaunpulver, daß der Boden 1 bis 2 cm hoch bedeckt wird, darauf schüttelt man die Flasche ordentlich und läßt sie einige Tage stehen. Die Differenzierung der mit Xylol behandelten Schnitte geschieht unter dem Mikroskop innerhalb 15 Min., manchmal aber Stunden, Tage. Vollständig differenziertes Präparat wird mit Xylol wieder ausgewaschen und in Kanadabalsam eingeschlossen.

Untersucht man nach dieser Färbung einen Querschnitt einer normalen Aorta, so findet man in der Media und vorzugsweise in der Intima zwischen den schön blau gefärbten collagenen Fasern ein rot oder rosa gefärbtes Gewebe, welches BJÖRLING als mucoides Bindegewebe bezeichnet. Nun steht aber in meiner Arbeit über das basophile Gewebe der Sinushaare folgender Satz: »Ich bin zur Überzeugung gekommen, daß die Basophilie der Kittsubstanz im Bau der Blutgefäße eine wichtige Rolle hat, was nicht befremdlich klingen soll, da beim Sinushaare die Wand der venösen Gefäße basophil gebildet ist. Besondere Beteiligung nimmt das basophile Gallertgewebe am Bau der Intima« (S. 278).

Ich habe jetzt die Sache nachuntersucht und überall, wo nach BJÖRLINGscher Methode in der Gefäßwand das sich rosa färbende Gewebe liegt, verglichen, mit andern Methoden finde ich unzweifelhaftes Chondroidgewebe. Die BJÖRLINGsche Färbung kann also für diese Bindegewebsart ebenso spezifisch, wie die HANSENsche oder VAN GIESONsche betrachtet werden. Aber nach meinen und meines Schülers, Herrn SAGOROWSKYS Untersuchungen gelangte ich zur Ansicht, daß die BJÖRLINGsche Färbung eigentlich nicht alle Bestandteile des Chondroidgewebes liefert. Durch die polychrome Methylenblaulösung werden bei diesem Verfahren hauptsächlich die Grundsubstanzfibrillen rosa gefärbt, die Grundsubstanz selber bleibt aber fast ungefärbt oder wird durch die Anilinwirkung wahrscheinlich ganz aufgelöst. Aus diesem Grunde bekommt man an Stelle des homogenen Chondroidgewebes Inseln, welche nach BJÖRLING wie Baumwolle aussehen oder, bei starken Vergrößerungen, von sich schlängelnden feinsten, oft unterbrochenen, zuweilen hie und da punktförmig angeschwollenen, netz- oder filzartig angeordneten Fädchen auf homogenen Boden zusammengesetzt erscheinen.

Bei der Färbung der Parietalcornea mit der angegebenen Methode folgte ich genau der Vorschrift von BJÖRLING; nur für die Färbung in der polychromen Methylenblaulösung war eine längere Frist notwendig.

Form und Lage der Parietalorgane.

Die meisten Untersucher der Parietalorgane der Cyclostomen bedienten sich des *P. Planeri* und des *Ammocoetes* desselben. *P. fluviatilis* war ein viel selteneres Objekt. Unter den Literaturangaben findet man gewöhnlich nur ganz kurze Hinweisungen und Versicherungen, daß bei dieser Art die Parietalorgane prinzipiell ebenso geformt und gelagert sind, wie bei dem viel untersuchten *P. Planeri*. Da ich

ausschließlich *P. fluviatilis* in meinen Händen hatte, bin ich in der Lage, dieser Cyclostomenart die gebührende eingehende Beschreibung widmen und ihre Abweichungen im Bau von *P. Planeri* genau berücksichtigen zu können.

Nach der Beschreibung von Studnicka unterscheidet sich *P. fluviatilis* hinsichtlich der Lage der Parietalorgane dadurch, daß dieselben in einer sehr mächtigen Vertiefung des Schädeldaches liegen und von einer sehr hohen Ausstülpung der membranösen Gehirndecke begleitet werden. Was die Organe selber anbetrifft, glaubt er wegen der großen Variabilität der Organe nur wenig Sicheres sagen zu können.

Über diese Variabilität berichtet auch Owsjannikow (25), aber in seiner Abhandlung findet sich die eingehende Beschreibung der Parietalorgane gerade des *P. fluviatilis* derselben Provenienz, den ich zu meiner Untersuchung hatte.

Das Pinealorgan bei *P. fluviatilis* ist nach Owsjannikow (25) ein Bläschen, welches von außen nach innen zusammengedrückt ist. Beide Wände des Bläschens sind sehr nahe aneinander, so daß zwischen ihnen nur eine unbedeutende Spalte wahrnehmbar ist. Die obere Wand besteht »meistens« aus kurzen kleinen Zellen, die frei von Pigment sind und nur eine sehr geringe Ähnlichkeit mit den Stäbchen der Retina darbieten. Die untere Wand erscheint meistens als eine in Form eines Hügels etwas erhabene Platte, die stark pigmentiert ist, mit Ausnahme jedoch der äußeren Kanten, die etwas nach unten gebogen sind.

Die beiden Hälften der Platte sind unsymmetrisch, die eine etwas kürzer als die andre. Diese Asymmetrie war auch schon früher von Ahlborn (1) bemerkt, welcher darauf aufmerksam gemacht hatte, daß auch bei Ascidien das Auge durch einen rechtseitig stark entwickelten Hirnteil nach links zur Seite gedrängt erscheint.

Weiter beschreibt Owsjannikow, daß, während ein großer Teil der unteren retinalen Platte, besonders ihre vordere Partie, eben erscheint, auf einigen Schnitten eine seichte Rinne derselben hervortritt. Diese Rinne liegt fast in der Mitte der Platte, nur etwas nach der Seite geschoben und erinnert an die Rückenmarkrinne von Embryonen. Weiter nach hinten wird sie tiefer und wandelt sich am hinteren Pol des Organs in ein ventrales Bläschen, welches Owsjannikow sekundäres Bläschen nennt und welches später von Studnicka Atrium genannt worden ist. Ahlborn hat das Atrium (1) bei *P. Planeri* als eine »caecalartige Durchbrechung« beschrieben, ohne es als besonderen Teil des Pinealorgans zu betrachten. In der Bezeichnung »sekundäres Bläs-

chen« ist wohl schon ein der modernen Auffassung des Atriums näher stehender Sinn eingeschlossen. Nach OWSJANNIKOW sind in seinem »sekundären Bläschen« dieselben histologischen Elemente vorhanden, welche in der retinalen Platte sich finden. Das Parapinealorgan (das Visceralbläschen der OWSJANNIKOWschen Nomenklatur) hat OWSJANNIKOW bedeutend kleiner als das Pinealorgan gefunden, bemerkt aber dabei, daß dieser Unterschied an den Längsschnitten weniger als auf den Querschnitten auffallend ist. Das Parapinealorgan erscheint auch als ein von oben nach unten zusammengedrücktes Bläschen und erlangt mitunter eine bedeutende Höhe, indem es dabei die Ähnlichkeit mit einer Vase enthält.

Die untere Wand des Bläschens zeigt im letzten Fall eine größere Dicke als sonst und wird in der Mitte durch eine sagittale Furche gleichsam in zwei gleiche Teile gespalten. Wie AHLBORN bei *P. planeri*, so fand auch OWSJANNIKOW einmal Pigment in der oberen Wand des Bläschens, sonst hat das Organ kein Pigment in der unteren Wand.

Bei *Ammocoetes* (aus der Newa) fand OWSJANNIKOW im Pinealorgan Wiederholung der Verhältnisse des erwachsenen Tieres, im Parapinealorgan aber bemerkte er weitere Eigentümlichkeiten.

Die Einsenkung der unteren Wand soll bei *Ammocoetes* im Parapinealorgan besser ausgeprägt sein und im hinteren Teil dieses Organs wird sie noch tiefer und von einer dreieckigen Form. Außerdem sind an der Wand noch zwei seitliche, parallel der mittleren verlaufende Einsenkungen bemerkbar. Die seitlichen Furchen verlaufen aber nicht so weit nach hinten, wie die mittlere Einsenkung, welche auch im hinteren Teil des Parapinealorgans bemerkbar ist und sich hier in eine runde Öffnung umwandelt. Diese Öffnung liegt scheinbar in der Mitte des Querschnitts des G. habenulae sinistrum. Dazu bemerkt der Verfasser, daß er auch beim *Petromyzon* ähnliche Verhältnisse bemerken konnte, äußert sich aber über alle diese seine Beobachtungen in folgender Weise: »Die direkte Beobachtung der Serienschnitte gibt eine viel klarere Vorstellung über jene Verhältnisse und Veränderungen, als man es mit Worten wiedergeben kann«.

STUDNICKA (31) deutet die Angaben von OWSJANNIKOW in solcher Weise, daß er den von diesem Autor gesehenen Recessus mit der Grube für identisch hält, welche AHLBORN bei *P. Planeri* in der vorderen Hälfte des Parapinealorgans gesehen hat, und betrachtet diesen Recessus als das Gebilde, welches dem Atrium des Pinealorgans analog sein soll. Ich erlaube mir bei dieser Gelegenheit die folgende Bemerkung: OWSJANNIKOW beschreibt seinen Recessus in der hinteren Hälfte des Or-

gans, Studnicka läßt ihn »ungefähr in der Mitte« liegen und Ahlborn findet ihn in der vorderen Hälfte des retinalen Blattes. Wegen dieser nicht miteinander stimmenden Angaben untersuchte ich speziell in dieser Richtung eine große Anzahl von Parapinealorganen an Längsschnitten durch den Kopf und finde, daß wirklich bei einigen Tieren in der Mitte der retinalen Platte sich eine trichterförmige Grube befindet, welche sich als eine von Zellen begrenzte geschlossene Spalte bis in den Hohlraum des Gehirns durch das Ganglion habenulae fortsetzt. Ich fand diese Spalte wie bei *Ammocoetes* so auch beim erwachsenen *Petromyzon*, aber niemals konnte ich an der Stelle der Spalte einen offenen Kanal, wie Owsjannikow, bemerken. Die obere, trichterförmige Einsenkung kann mitunter mit lippenartigen Ausstülpungen der Ränder versehen werden.

Was die von Ahlborn abgebildete vordere Einsenkung anbetrifft, hat sie, nach meiner Meinung, mit der mittleren nichts zu tun. Die mittlere Einsenkung hat nämlich eher die Tendenz, sich nach hinten zu verlagern, und im Falle von Owsjannikow war wahrscheinlich eine solche nach hinten verlagerte Einsenkung mit dem offenen Kanal vorhanden.

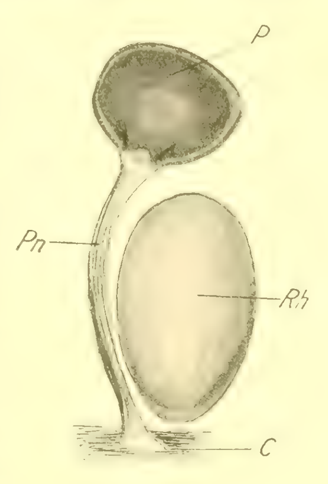
Übrigens ist die Oberfläche der retinalen Platte bei *P. fluviatilis*, nach meinen Beobachtungen, ungemein variabel, und nicht selten sieht sie im Querschnitt wellenförmig aus. Nur die mittlere oder, besser zu sagen, centrale Einsenkung ist ziemlich konstant, obgleich sie manchmal nur leicht angedeutet ist. Ich lasse jedoch die Frage nach der von Studnicka angenommenen Analogie der centralen Einsenkung mit dem Atrium des Pinealorgans vorläufig offen, da ich zuerst die Natur dieses Atriums besprechen muß.

Die von mir bemerkte geschlossene Spalte im G. habenulae ebenso wie der Owsjannikowsche Kanal sind wohl die Spuren der embryonal vorhandenen Kommunikation zwischen dem Binnenraum des Parapinealorgans und dem Hohlraum des dritten Ventrikels. Niemals aber konnte ich die von Ahlborn (1) angegebene offene Kommunikation der Binnenräume beider Parietalorgane wahrnehmen und deswegen bleibt mir die Bedeutung dieser Ahlbornschen Beobachtung sehr fraglich. Bei der großen Variabilität in der Ausbildung der Parietalorgane bei *P. fluviatilis* würde das Vorhandensein solcher Kommunikation nicht unwahrscheinlich sein.

Ich muß jedenfalls bemerken, daß die Variationen der Parietalorgane nicht gewisse Grenzen überschreiten, so daß es gut möglich ist, die Richtungen der Variabilität zu bestimmen. Zur Untersuchung

der äußeren Form der Parietalorgane sind die frischen Präparate ganz ungeeignet, da die Organe sehr zart sind und jede Berührung und etwaiger Druck ihre äußere Form beeinflußen können.

Ich stellte meine Beobachtungen an Methylenblau-Präparaten und an Formolpräparaten an. Letzteres Verfahren geschah so, daß ich mit einem Rasiermesser aus dem Kopfe des mit verdünntem Formol fixierten Neunaugen horizontale Scheiben ausschnitt und dabei aufpaßte, daß die Parietalorgane mit dem oberen Teil der Schädelhöhle zusammen in einer der Scheiben eingeschlossen waren. Durch nachträgliches Entfernen des Dorsalsackes kann man bei schwacher Vergrößerung dank der undurchsichtigen Pigmentierung die äußere Form des Pinealorgans sehen. Das Parapinealorgan wird dabei mit dem Dorsalsack und den G. habenulae entfernt.



Textfig. 1.
Rekonstruktion des Verlaufs des Pinealnerven bei *Ammocoetes*. *P*, Pinealorgan, Endblase; *Pn*, Pinealnerv; *C*, hintere Commissur; *Rh*, rechtes Habenularganglion.

Durch den Vergleich der Beobachtungen an den Methylenblaupräparaten und an den Formolpräparaten kam ich zu der Überzeugung, daß an den Methylenblaupräparaten die Formen des Pinealorgans nicht verändert sind, der Umfang aber etwas größer als an den Formolpräparaten erscheint. Das kann nur dadurch erklärt werden, daß die Methylenblaupräparate durch den Druck des Deckgläschens etwas gequetscht worden sind.

Die äußere Form des Parapinealorgans durch einfaches Präparieren wahrzunehmen, gelingt nicht; zu diesem Zweck sind Serien von nicht besonders dünnen Schnitten notwendig. Manchmal bleibt das Parapinealorgan am Methylenblaupräparat durch das Pinealorgan unverdeckt, an solchen Präparaten kann man natürlich ohne weiteres die äußere Form des ersten Organes wahrnehmen. Ich finde, daß bei *Ammocoetes* die Form und die gegenseitige Lage der Parietalorgane beständiger als bei erwachsenem *P. fluviatilis* ist. Ich will deshalb erst die Parietalorgane bei *Ammocoetes* in dieser Beziehung beschreiben. Auf dem horizontalen Querschnitt durch den Kopf des *Ammocoetes*, welcher noch den unteren Teil des Parapinealorgans im Zusammenhang mit dem G. habenulae sinistrum zeigt, kann man deutlich sehen, daß die Stelle

dieses Ganglions, welche mit dem Parapinealorgan sich verbindet, in manchen Fällen ganz median liegt. Diese Tatsache läßt sich gewöhnlich ohne Rekonstruktion dank dem Vorhandensein des an demselben Schnitt streng median liegenden Geruchsorgans mit seinen medianen Falten bestätigen: man kann dadurch an den Kamerazeichnungen die gerade Linie direkt durch die mediane Falte des Geruchsorgans und die Mitte des Ventrikels durchführen, welche das Parapinealorgan in zwei ganz symmetrische Hälften zerteilt. Ebenso median liegt bei solchen Individuen das Pinealorgan.

Das rechte G. habenulae nimmt die Stellung ein, welche sich dadurch auszeichnet, daß es mit einem Drittel seines Querdurchmessers nach links von der Medianebene liegt und das linke G. habenulae mit dem hintersten Abschnitt des Parapinealorgans von oben her bedeckt. Wegen dieser Lage des G. habenulae dextrum muß der Pinealnerv, welcher am linken Rand des G. habenulae dextrum verläuft, in seinem Verlauf genau die Kurve beschreiben, welche der Konvexität des Ganglionrandes entspricht, um hinter dem Ganglion an die mediane Stelle der Comm. posterior zu gelangen. Also verläuft der Pinealnerv bei *Ammocoetes* des *P. fluviatilis* bogenförmig und neben dem linken Rand des G. habenulae dextrum.

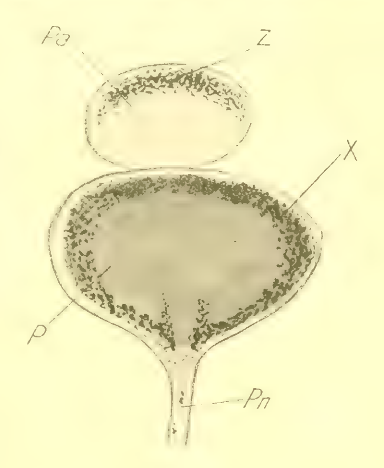
Bei *Ammocoetes* des *P. Planeri* zeichnen die Forscher gewöhnlich den geraden Pinealnerven, welcher direkt über dem G. habenulae dextrum verläuft (Wiedersheim [42]). Dendy (7) zeichnet bei *Geotria* ähnlichen bogenförmigen Verlauf des Pinealnerven neben dem G. habenulae dextrum, den ich bei *Ammocoetes* bemerken konnte. *Geotria* steht also in dieser Beziehung den larvalen Verhältnissen näher als andre Petromyzonten.

In einer andern Reihe der Fälle finde ich die unsymmetrische Lage des Parapinealorgans bei *Ammocoetes*. Dabei kann das Pinealorgan seine mediane Lage bewahren oder von ihr nach links abweichen. Das Pinealorgan bewahrt also seine mediane Lage mehr als das Parapinealorgan. Man bekommt den Eindruck, als ob diese Verlagerung mit dem Grad des Wachstums des G. habenulae dextrum zusammenhängt: je mehr das Ganglion nach links wächst, desto mehr wird das Parapinealorgan verlagert.

Ich widmete besondere Aufmerksamkeit der Feststellung der Lage der Parietalorgane, da Dendy der asymmetrischen Lage der Parietalorgane große morphologische Bedeutung zuschreibt. Er fand nämlich, daß bei *Geotria* das Parapinealorgan ganz bestimmt nach links vom Pinealorgan liegt und schließt daraus, daß beide Parietalorgane dem-

selben Paar angehören, morphologisch sind sie also, nach seiner Meinung, homometamer.

Aus meinen Untersuchungen geht es zur Genüge hervor, daß solche Schlußfolgerung, wenn sie nur auf der asymmetrischen Lage des Parapinealorgans begründet würde, kaum einen Wert hätte. DENDY gibt zwar die Anzahl der von ihm untersuchten *Geotria* (eigentlich series of sections) an, aber so viel ich die Verhältnisse bei *P. fluviatilis* kenne, ist diese Anzahl zu gering, um alle möglichen Variationen zu umfassen und die Erklärung der Bedeutung dieser Variationen zu liefern. Aus diesem Grund kann man nach meiner Meinung mit einigem Recht voraussetzen, daß DENDY eine der vorhandenen Variationen wahrgenommen hatte, welche bei *Geotria* vielleicht öfter als andre vorkommt. Damit ist jedoch noch lange nicht nachgewiesen, daß gerade diese Variation morphologisch wichtiger als die andre ist und die phylogenetisch primitiveren Verhältnisse zeigt.



Textfig. 2.

Verteilung des Pigmentes im Pineal- und im Parapinealorgan. Das Parapinealorgan liegt ungewöhnlich weit nach vorn (siehe Textfig. 3). *P*, Pinealorgan; *Pa*, Parapinealorgan; *Pn*, Pinealnerv; *Z*, pigmentierte Zone der oberen Wand des Parapinealorganes; *X*, Zone, in welcher außer dem weißen Pigment auch noch ein braun-gelbliches Pigment im Pinealorgan vorkommt.

Um die Variabilität der topographischen Beziehungen zwischen den Parietalorganen noch weiter zu charakterisieren, will ich noch einige meiner Beobachtungen anführen. Während bei *Geotria* nach DENDY beide Organe in gleicher Horizontalebene sich befinden und in gleicher Weise mit ihrer oberen Wand der Parietalcornea anliegen, liegt das Parapinealorgan bei europäischen Arten des *Petromyzon* unter dem Pinealorgan und wird durch letzteres von der Parietalcornea abgedrängt. Das Parapinealorgan berührt dabei das Schädeldach höchstens nur mit dem vorderen Rand.

Soviel ich bei *P. fluviatilis* wahrnehmen konnte, zeigt das Parapinealorgan in dieser Beziehung die weitgehendsten Verschiedenheiten. Sehr häufig liegt es unterhalb des mittleren Gebiets des Pinealorgans, und da das Parapinealorgan kürzer als das obere Organ ist, so erreicht es mit seinen Enden nicht die Enden des Pinealorgans. Das Parapinealorgan berührt dabei die Parietalcornea mit seinem vorderen Ende

nicht. Zwischen dem vorderen Ende des Organs und der Schädeldecke schiebt sich diejenige Ependymfalte, welche die Wand der sackartigen Ausstülpung bildet, die STUDNICKA für die Paraphyse von *Petromyzon* hält, empor.

Ebenso oft gibt es bei *P. fluviatilis* eine vordere Stellung des Parapinealorgans, welches dabei unter der vorderen Hälfte des Pinealorgans liegt und mit seinem vorderen Ende die Schädeldecke berührt. Damit wird die Kuppe der Paraphyse nach unten verdrängt und die ependymale Platte bedeutet nur die untere Seite des G. habenulae. Aber zur Parietalcornea hat das Parapinealorgan auch hier keine direkte Beziehung.



Textfig. 3.

Ungewöhnliche vordere Lage des Parapinealorganes, welches in diesem Fall mit der Parietalcornea in Berührung tritt. *Co*, untere Fläche der Parietalcornea; *P*, Pinealorgan; *Pa*, Parapinealorgan; *Pi*, Pigment in der oberen Wand des Parapinealorganes; *Gpa*, Parapinealganglion; *Tpa*, Tractus parapinealis.

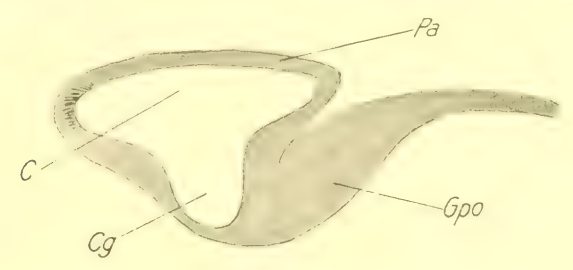
Seltener tritt die hintere Lage auf, welche sich dadurch auszeichnet, daß das hintere Ende des Parapinealorgans noch weiter nach hinten liegt als das Atrium. Ich muß gestehen, daß ich solche Lage nur an den Methylenblaupräparaten gefunden hatte, und nur dank dieser Lage konnte ich die mit Methylenblau gefärbten Nervenelemente der Parapinealorgane untersuchen, da dieselben bei andern Lagen wegen der Undurchsichtigkeit des weißen Pigments des Pinealorgans ganz unsichtbar sind.

Noch seltener kommen die Fälle vor, in welchen das Parapinealorgan so nach vorne verlagert ist, daß seine ganze vordere Hälfte vom Pinealorgan unbedeckt bleibt und sich direkt der Randzone der Parietalcornea anlegt. Man sieht dabei fast die gleichen Beziehungen der Parietalorgane, wie bei *Geotria*. Also auch in dieser Beziehung weicht *Geotria* von den Grenzen der Variabilität der europäischen Arten

nur wenig ab. Man muß aber noch beweisen, daß bei *Geotria* die Verhältnisse immer so sind, wie DENDY an seinen Objekten gefunden hat.

Ich habe schon bemerkt, daß Lage und Ausdehnung der Paraphyse von der Lage des Parapinealorgans abhängig sind. Ich kann noch hinzufügen, daß die Paraphyse bei *P. fluviatilis* ebenso sehr variabel ist, wie jede andre Falte der Gefäßgeflechte des Gehirns. Bei *Ammocoetes* ist die Paraphyse verhältnismäßig weniger entwickelt als beim erwachsenen Tier.

Ich möchte schließlich noch auf die Mißbildung des Parapinealorgans hinweisen, die ich nur einmal finden konnte. Die untere Wand des Organs wurde in diesem Fall in der Mitte (ich hatte die frontalen Querschnitte) durch eine große Vertiefung durchbrochen, welche sich nach unten in das G. habenulae fortsetzt und mit ab-



Textfig. 4.

Längsschnitt des Parapinealorganes. Die Fortsetzung (*Cg*) des inneren parapinealen Hohlraumes in das G. parapineale; *Gpa*, G. parapineale; *Pa*, Parapinealorgan; *C*, Hohlraum des Parapinealorganes.

gerundetem Boden endigt. Die Wände der Vertiefung im Ganglion selber sind nicht durch Zellen der retinalen Schicht des Parapinealorgans begrenzt, sondern nur von niedrigen, wahrscheinlich ependymalen Zellen umgeben. So viel ich an den Serienschnitten verfolgen konnte, hat die Vertiefung cylindrische Form und wird am Boden vollständig abgeschlossen.

Ein andresmal habe ich bei sonst normalem Parapinealorgan im Ganglion selber eine ovale Höhle gefunden, deren Wandzellen sehr den Ependymzellen der oben angegebenen Vertiefung ähnlich waren.

Ich denke, daß diese Mißbildungen unmittelbar mit dem Modus der Entwicklung des Parapinealorgans verbunden sind. Es sind wahrscheinlich ähnliche Reste der embryonalen offenen Kommunikationsstelle zwischen dem Innenraum des Parapinealorgans und dem dritten Ventrikel, die derselben Reihe von Erscheinungen angehören, wie der von OWSJANNIKOW (25) beschriebene Kanal im G. habenulae. Ich muß

weiter meine Verwunderung vor literarischen Angaben über das Vorkommen des Pigments im Parapinealorgan äußern. »Wodurch sich das Parapinealorgan in jedem Falle von dem oberen Organe unterscheidet« sagt STUDNICKA (31): ist der fast vollständige Mangel an weißem Pigment. Die einzige Stelle, an der man meist, aber auch nicht in jedem Falle, geringe Spuren der betreffenden Substanz finden kann, ist die untere Seite der Pellucida an ihrem vordersten Rande (AHLBORN, OWSJANNIKOW). Die entsprechende Stelle in der Abhandlung von OWSJANNIKOW lautet: »Einmal habe ich übrigens die obere Wand pigmentiert gefunden«. Bei *Geotria* gibt DENDY keine Pigmentierung des Parapinealorgans an, obgleich gerade hier sie am ehesten zu erwarten wäre.

Ich fand an meinem Material die Pigmentierung der retinalen Platte niemals, die Pigmentierung der Pellucida ungefähr bei der Hälfte der Tiere. Regelmäßig finde ich das Pigment in den Parapinealorganen mit vorderer Lage. Das weiße Pigment liegt hier wirklich in den unteren Teilen der Zellen, welche eine sichelförmige Zone bilden, die sich am vorderen Ende der Pellucida befindet.

Aber auch in Organen mit mittlerer und hinterer Lage vermisse ich das Pigment nicht immer; wenn es vorhanden ist, liegt es auch am vorderen Rande der Pellucida.

Diese Tatsachen sprechen, nach meiner Meinung, dafür, daß ein Teil der Lichtstrahlen, welche die Parietalcornea passieren, in das Parapinealorgan gelangt. Auf welchem Wege das geschieht, ist wohl eine interessante physiologische Frage.

Die Beziehungen zwischen dem Fixationsverfahren und dem Aussehen des Pinealorgans sind von den Forschern nicht immer in genügender Weise berücksichtigt worden. Aus diesem Grunde wird verständlich, daß in den Verhältnissen der äußeren Form des Pinealorgans, welche besonders von älteren Verfassern gemeldet wurden, nicht schwer Angaben zu finden sind, welche nur dank der mangelnden Technik entstehen konnten. Zum Beispiel sagt OWSJANNIKOW über das Pinealorgan, daß es von der Seite betrachtet Ähnlichkeit mit einer tiefen Schale oder einer Untertasse hat. Aber in der Erklärung der Tafelfiguren führt er noch eine andre kugelige Form (Fig. 2) des Pinealorgans an und bemerkt dabei, daß diese auffällige Form jedenfalls selten vorkommt. Man kann aber nach meiner Erfahrung solche kugelige Formen sehr leicht beobachten, man muß nur die Objekte mit 1%iger Chromsäure fixieren. Ich betrachte deswegen das kugelige Pinelaorgan, welches OWSJANNIKOW abgebildet hat, als ein Artefact.

Aber noch andre Forscher sprechen ebenfalls von schüsselförmigen Pinealorganen, und auf dem ZIEGLERschen Wachsmodell des *Ammocoetes*-Gehirns ist das Pinealorgan als schüsselförmige Scheibe plastisch dargestellt.

S. BEARD (3) spricht von der halbkugeligen Gestalt des Pinealorgans bei *Ammocoetes* und *P. Planeri*, dabei soll die obere Wand nur abgeplattet, aber nicht eingestülpt sein. AHLBORN (1) zeichnet das Pinealorgan des *P. Planeri* mit einer leicht concaven Oberfläche, und bei STUDNICKA ist sogar ein Querschnitt durch ein andres Gebiet des Pinealorgans bei *P. Planeri* mit einer tiefen Delle der Oberseite der Pellucida abgebildet. Bei *Ammocoetes* des *P. fluviatilis* nach RETZIUS und beim erwachsenen *P. fluviatilis* ebenso wie bei *P. marinus* nach den Abbildungen von STUDNICKA haben die Pinealorgane eine obere convexe Seite. DENDY zeichnet bei *Geotria* auch die obere Fläche des Pinealorgans convex.

Ich halte die Frage nach der Form der Oberfläche der Pellucida des Pinealorgans in der Beziehung beachtenswert, daß, je höher die Convexität derselben ausgesprochen wird, desto mehr sie eine Ähnlichkeit mit der Linse, wenigstens mit der Linse des Parietalorgans der Saurier hat. Dabei werden für die Verteilung der Lichtstrahlen bei convexer Oberfläche der Pellucida ganz andre Bedingungen gegeben, als bei Concavität derselben. Am meisten nähert sich die Pellucida bei *P. marinus* der Linsenform der Saurier, so weit die Zeichnung von STUDNICKA (34) die typischen Verhältnisse wiedergibt. Es wäre also nach meiner Meinung sehr wichtig, die Form der Oberfläche der Pellucida bei verschiedenen Arten unabhängig von der Deformation derselben durch unpassende Fixation genauer festzustellen.

An meinen Objekten finde ich die Concavität der Pellucida nur bei den Fixationen, welche eine Vergrößerung der Glaskörperhöhle hervorrufen. Nach allen Fixationen, die ich als für die Untersuchung der Parietalorgane mehr oder weniger passend betrachte, ist die Oberseite der Pellicula flach oder noch öfter leicht convex. Deswegen hat das Organ an Querschnitten die halbrunde Form mit etwas hervorgewölbter oder geradliniger Oberseite. Woher die OWSJANNIKOWsche Vergleichung des Pinealorgans mit einer Untertasse stammt, kann ich nicht verstehen, da in der Abbildung des Verfassers die Oberseite der Pellucida ebenfalls leicht gewölbt ist.

Ich glaube also, daß die von mir gefundene Form des Pinealorgans dem vitalen Zustand entspricht und daß die Lichtstrahlen, welche

die fast gar nicht gewölbte Parietalcornea passieren, durch die Oberfläche der Pellucida unabhängig von der Form der unteren Fläche derselben immer noch etwas kondensiert werden.

Ich bin weiter überzeugt, daß bei einem lebenden Tier der Binnenraum des Pinealorgans eine äußerst geringe Spalte darstellt, in welcher die unteren Enden der Pellucidazellen unmittelbar die kolbenartigen Fortsätze der Studnickaschen Sinneszellen berühren. Kurz und gut ich glaube, daß für den Glaskörper, welchen andre Autoren im Pinealorgan finden, fast gar kein Raum vorhanden ist. Alle Vergrößerungen dieses spaltförmigen Hohlraumes sind artifizieller Natur. Näheres darüber werde ich weiter im Kapitel über die Binnenräume der Parietalorgane berichten.

Ich habe schon oben die Angabe von Owsjannikow angeführt, daß er bei der Betrachtung des Pinealauges von oben oder von unten die Asymmetrie beider Hälften desselben wahrgenommen hatte. Die eine Hälfte der pigmentierten retinalen Platte ist etwas kürzer als die andre. Nach der Meinung desselben Verfassers kannte schon Ahlborn diese Asymmetrie, der dabei noch darauf aufmerksam gemacht hat, daß bei Ascidien das Auge durch einen rechtseitig stark entwickelten Hirnteil nach links zur Seite gedrängt erscheint. Die Tatsache soll also vergleichend-anatomisch sehr wichtig sein.

Nun finde ich, daß Owsjannikow die Beobachtung von Ahlborn nicht ganz richtig wiedergegeben hat. In seiner größeren Arbeit (über das Gehirn der Petromyzonten [1]) gibt Ahlborn die Beschreibung des Verlaufs des fadenförmigen Stieles des Pinealorgans in solcher Weise: »Der fadenförmige Stiel ist dem Boden des oberen Bläschens angeheftet; er entspricht dem proximalen und medialen Teile der Epiphyse der Selachier und Amphibien, hat aber nicht wie dort eine mediane Lage, sondern ist hier durch die Asymmetrie der Tubercula intermedia derart zur Seite gedrängt, daß es seiner ganzen Länge nach den Teilen des linken G. habenulae aufgelagert ist«. In einer andren Arbeit, welche Ahlborn speziell der Frage über die Bedeutung des Zirbeldrüse widmet, sagt er (1), daß bei den Petromyzonten der »proximale« Teil der Epiphysis cerebri durch das rechtseitige, stark asymmetrisch entwickelte G. habenulae nach links verschoben ist, und erwähnt dabei die asymmetrische Lage des Auges bei den Ascidien. Nach dieser Zusammenstellung der Angaben von Ahlborn ist mir ganz klar, daß Ahlborn nur die asymmetrische Lage des N. pinealis in Gedanken hat, über die Asymmetrie der Endblase sagt er kein Wort.

Die Beobachtung von Owsjannikow bleibt demnach ganz isoliert.

Ich konnte auf Grund meiner Untersuchungen zu der Ansicht gelangen, daß die Asymmetrie der linken und der rechten Hälfte der retinalen Platte bei *P. fluviatilis* wirklich vorhanden ist, aber nur als eine Variation.

Ich finde in vielen Individuen, besonders bei medianer Lage der Parietalorgane, das Pinealorgan ganz symmetrisch geformt und das Atrium mit dem distalsten Abschnitt des N. pinealis streng median gelagert. Das Pinealorgan sieht dabei kreisförmig oder ein wenig nach vorn verlängert aus.

In andern Fällen finde ich, und zwar oft, daß das Pinealorgan eine quer ovale Form hat oder sogar eiförmig ist. Das Atrium ist in solchen Fällen mehr oder weniger nach links verlagert, und der N. pinealis entspringt natürlich ebenfalls an der linken Seite des Organs. Die rechte Hälfte bei eiförmigen Pinealorganen ist wohl kürzer als die linke Seite. Aber auch bei symmetrischer Lage kann die rechte Hälfte kürzer als die linke sein. Niemals konnte ich bemerken, daß das Atrium auf die rechte Seite verlagert wäre.

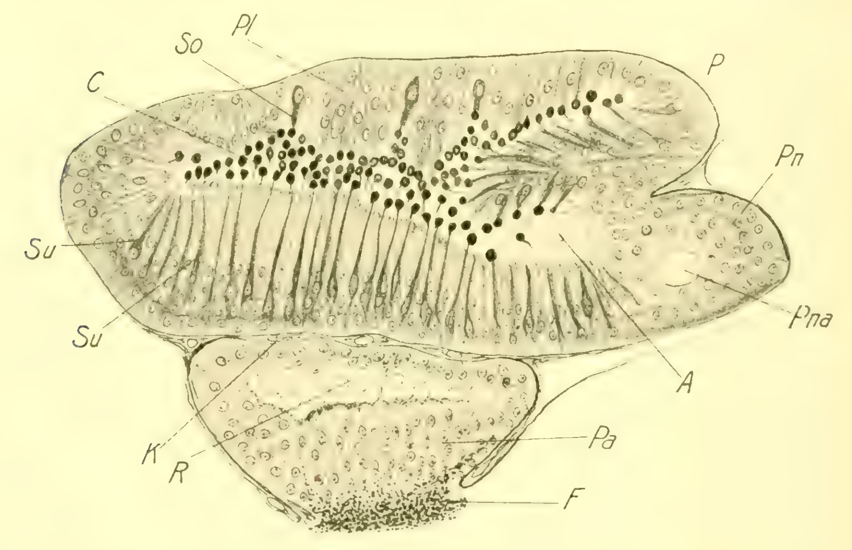
Diese Tatsachen liefern nach meiner Meinung weitere Beweise, daß in der äußeren Form ebenso wie in den gegenseitigen topographischen Beziehungen der Parietalorgane keine sichere Stütze für die Theorie ihres homomeren Ursprungs zu finden ist. Den Vorstellungen von Dendy zufolge soll das Parapinealorgan das linke und das Pinealorgan das rechte Auge desselben Paares sein. Man mußte nach dieser Theorie erwarten, daß im Ursprung des Nerven vom Pinealorgan oder in der Lage des Atriums die supponierte Angehörigkeit des Pinealorgans zur rechten Seite des Gehirns sich äußern würde. Die Tatsachen zeigen gerade das Gegenteil. Ich glaube deswegen, daß die asymmetrische Differenziation der Parietalorgane bei *Petromyzon* sekundär entstanden ist.

Die Gesamtform des Pinealorgans wird sehr durch das an seinem hinteren unteren Ende vorhandene Atrium beeinflußt, da das Atrium außer seiner Lage auch noch seine Form ändern kann. Das ganze Organ sieht an den Totalpräparaten so aus, als ob das Atrium als ein selbständiger Organteil in die Endblase hineingedrängt sei. In Wirklichkeit aber, so viel ich es verfolgen konnte, stellt das Atrium die direkte Fortsetzung der Endblase in die hintere Wand dar, welche sich unmittelbar in die Wand des Atriums umwandelt. Nur in einigen Fällen wird die Wand der Endblase vom Atrium durch eine Furche, die mit Bindegewebe gefüllt ist, abgetrennt (Textfig. 5).

Über das Atrium bei *P. Planeri* berichtet Studnička (34), daß

es bei verschiedenen Exemplaren in seinem Aussehen bedeutend variiert. In normalen Fällen bildet bei dieser Art die Wand des Atriums einen dicken, ziemlich langen, nach dem Gehirn zu allmählich sich verschmälernden Schlauch, der sich ganz dicht an die hintere Hälfte der hinteren Wand der Endblase anschmiegt und von ihr nur durch eine ganz dünne Schicht von Bindegewebe, die man leicht übersehen kann, abgegrenzt wird.

Wenn diese Beschreibung wirklich die am häufigsten wiederkehrenden Merkmale des *P. Planeri* schildert, besteht in dieser Be-



Textfig. 5.

Fast medianer sagittaler Längsschnitt der Parietalorgane von *Ammocoetes*. FLEMMINGsche Flüssigkeit, Safranin-Lichtgrün. *A*, Atrium; *C*, Endstück der Sinneszelle; *F*, Faserschicht des Parapinealorganes; *K*, Blutcapillare in der Zwischenwand der Parietalorgane; *P*, Pinealorgan; *Pa*, Parapinealorgan; *Pl*, Pellucida; *Pn*, Pinealnerv; *Pna*, Hohlraum des Pinealnerven; *R*, Coagulumnetz; *So*, Sinneszelle der Pellucida; *Su*, Sinneszelle (das Atrium liegt fast in der Ebene der Endblase).

ziehung eine deutliche Verschiedenheit zwischen *P. Planeri* und *P. fluviatilis*. Bei der letzten Art finde ich die Form und die Größe des Atriums nur in sehr beschränkten Grenzen variieren. Die feine Schicht von Bindegewebe zwischen den Wänden beider Organe bei *P. fluviatilis* existiert nicht, an ihrer Stelle wird höchstens die unbedeutende Leiste vorhanden sein, wie oben angegeben war.

Der Pinealnerv lenkte immer die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich und wurde zuerst von AHLBORN (1) als Stiel der Epiphyse beschrieben. OWSJANNIKOW gab einige Bemerkungen über seine Breite

(50 μ in der Nähe des Pinealorgans) und die Zusammensetzung. So spricht er, daß der Nerv inwendig hohl und röhrenförmig sein kann und daß er von den Blutgefäßen begleitet wird. STUDNICKA konnte feststellen, daß der Nerv bei einigen erwachsenen Exemplaren ausnahmsweise der Länge nach sich spalten kann. Er hat ihn entweder nur in der Form zweier parallel verlaufender Stränge, welche erst vor dem Eintritt ins Atrium sich miteinander verschmelzen oder in besonders seltenen Fällen auch in mehrere Stränge teilen sehen. Zum Beispiel konnte er bei einem erwachsenen *P. Planeri* bis sieben vollkommen parallel nebeneinander laufende Nervenstränge finden, die sich erst vor dem Atrium des Pinealorgans miteinander vereinigten.

GASKELL fand, daß der N. pinealis noch mit dem G. habenulae dextrum in Verbindung steht. Diese später nicht bestätigte Hinweisung wiederholt DENDY, welcher versichert und mit entsprechender Abbildung illustriert, daß bei *Geotria* der Pinealnerv sich mit dem G. habenulae dextrum mit Hilfe seiner Äste verbindet.

Dieser Befund von DENDY ist sicher sehr auffallend und imstande, meine Absicht zu rechtfertigen, seine Richtigkeit mit Untersuchung auch des *P. fluviatilis* zu prüfen.

Zu diesem Zweck bediente ich mich außer der makroskopischen Präparation der Methylenblaupräparate und der nach RAMON-Y-CAJAL gefärbten Serienschnitte. Die makroskopische Beobachtung (mit starker Lupenvergrößerung) wird dadurch erleichtert, daß der Pinealnerv bei *P. fluviatilis* von langverästelten Pigmentzellen bedeckt ist und sich gut von anderen Bestandteilen des Präparats unterscheiden läßt. Sehr oft ist auch das weiße Pigment in der distalen Hälfte des Pinealnerven vorhanden.

Die Nervenfasern des Pinealnerven färben sich mit Hilfe des RAMON-Y-CAJALschen Verfahrens sehr schön und können sogar in das Gehirn hinein verfolgt werden. Im Pinealorgan kann man sie an solchen Präparaten nur im Atrium verfolgen, ihren Zusammenhang mit den Zellen der retinalen Schicht konnte ich an diesen Präparaten niemals bemerken. Es sind auch Serienschnitte nützlich, welche mit Pikro-Fuchsin oder nach MALLORY mit Anilinblau gefärbt worden sind. An den Methylenblaupräparaten sieht man wohl hauptsächlich die feinsten Nervenfasern des Nerven.

Das hintere Ende des Pinealorgans ist nach meinen Beobachtungen immer mit der Mitte der Commissura posterior verbunden. Die Eintrittsstelle liegt streng median. Von dieser Stelle verläuft der Nerv bei *Ammocoetes*, wie ich schon früher berichtet habe, bogenförmig neben

dem linken Rand des rechten G. habenulae entlang nach vorn, ohne die geringste Spaltung zu erfahren. Bei 18 cm langen Ammocoeten steht das vordere Ende des Nerven von der Commissura posterior in gerader Richtung 0.5 mm ab, während das Pinealorgan auf demselben Längsschnitt 0.9 mm lang ist. Außerhalb des Atriums ist kein Hohlraum im Pinealnerv bei *Ammocoetes* vorhanden. Wegen der geringen Längsausdehnung und des fast horizontalen Verlaufs des Pinealnerven bei *Ammocoetes* kann man an dicken Horizontalschnitten durch den Kopf des *Ammocoetes* den ganzen Nerv an einem Präparat sehen und bei der Durchmusterung andrer Präparate seine Verbindung feststellen. An solchen Präparaten konnte ich ebenfalls wie an den sagittalen Längsschnitten bei *Ammocoetes* (bis 20 cm) niemals die von Dendy angegebene Verbindung mit dem rechten G. habenulae wiederfinden.

Beim erwachsenen *Petromyzon* wird der Pinealnerv verhältnismäßig sehr lang (1—0,9 mm bei 0,55 mm langem Pinealorgan) und der Teil desselben, der neben dem Ganglion habenulae dextr. verläuft, wird mehr oder weniger in die Substanz des Ganglions so eingepreßt, daß das Ganglion an seinem linken Abhang eine Rinne für die Aufnahme des Nerven besitzt. Den ganzen Verlauf des Nerven kann man auf fünf bis sechs sagittalen Längsschnitten verfolgen, da der Nerv mit einer nur leichten Biegung nach links im Gebiete des G. habenulae dextrum liegt. Bei Ahlborn (1) ist dieser Verlauf fast richtig (Fig. 5, Taf. XIII) abgebildet, nur sieht man den hinteren Teil des Nerven nicht. Ich finde bei *Petromyzon* im Pinealnerv einen runden Hohlraum hinter dem Atrium. Dieser Hohlraum ist meistens vom Atrium ganz abgeschlossen und sieht ganz anders aus, als der spaltförmige von Owsjannikow abgebildete Kanal des Pinealnerven. Da bei *Ammocoetes* dieser Hohlraum nicht vorhanden ist, halte ich ihn nicht einfach für den Rest des embryonalen Kanals des Pinealnerven, sondern für eine sekundäre Erscheinung. Er ist an den Längs- wie an den Querschnitten gleich rund.

Das weiße Pigment begleitet in der Form von Häufchen den Nerv fast bis zum vorderen Rand des G. habenulae dextrum.

Die Spaltung des Pinealnerven in mehrere Stränge kann man eigentlich fast an jedem Methylenblaupräparat sehen. Man bemerkt nämlich, daß hinter dem Atrium vom Hauptbündel der Nervenfasern, welcher immer noch als dickster Strang bleibt, sich zwei bis drei kleinere Bündel abzweigen, welche nach hinten neben dem Hauptbündel verlaufen und ebenfalls von längsverästelten Pigmentzellen begleitet werden. Kurz vor der Commissura posterior verbinden sich aber alle

Abzweigungen wieder zum einzigen Stamm, welcher in diese Commissur hineindringt.

An den makroskopischen Präparaten und an den Serienschnitten gelingt es, die sekundären Stränge immer eben so bequem wie an den Methylenblaupräparaten zu verfolgen; am bequemsten aber in den Fällen, in welchen sie stark pigmentiert sind.

Dieser Spaltung des Nerven kann man kaum höhere phylogenetische Bedeutung zuschreiben, besonders aus dem Grunde, da bei *Ammocoetes* diese Spaltung gar nicht existiert. Die Abzweigungen legen sich so dicht an den Hauptstrang an, daß der ganze Komplex in einer gemeinsamen Rinne des G. habenulae dextrum oder an dessen Grenze mit dem G. habenulae sinistrum verläuft.

Wegen des komplizierteren Baues beim erwachsenen *Petromyzon* ist es bei ihm viel schwieriger, die Beziehungen des Nerven zum Ganglion habenulae dextrum zu untersuchen. Außer den Golgi- und Ramon-y-Cajalschen Präparaten sehr nützlich sind in dieser Beziehung die nach van Gieson oder nach Mallory gefärbten Serienschnitte, auf welchen die dünne Piaschicht an der Oberfläche des Ganglions und des Pinealnerven sehr deutlich erscheint. Mit Hilfe solcher Schnitte bin ich zu der Ansicht gelangt, daß zwischen dem G. habenulae dextrum und dem Pinealnerven keine Verbindung vorhanden ist.

Ich bin also nicht imstande, die Angaben von Dendy über die Ausstrahlung der Nervenfasern des Pinealstranges ins G. habenulae zu bestätigen. Die hintere Commissur ist bei *P. fluviatilis* vom G. habenulae immer durch die dünne Wand des Recessus infrapinealis (Ahlborn) abgetrennt. Bei *Geotria* sieht nach den Zeichnungen von Dendy diese Gegend etwas anders aus als bei *Petromyzon*. Das Hinterstück des Pinealnerven liegt der Wand des Recessus infrapinealis gar nicht an, sondern zieht in einiger Entfernung von ihr direkt zur hinteren Commissur. Ich erlaube mir die Bemerkung, daß die Beobachtungen von Dendy ohne Anwendung feinerer histologischer Färbungsmethoden gemacht worden sind und daß die Konservierung der Objekte gerade nicht einwurfsfrei war. »in all my sections«, sagt der Verfasser, »however a small shrinkage cavity« (Fig. 6, S. C.) is developed just above the posterior commissure and the fibres of this branch of the pinealnerv are probably above the shrinkage cavity.«

Es ist nach diesen Worten ganz zulässig, zu denken, daß bei *Geotria*-Material im Gebiet der hinteren Kommissur durch die Fixation Verunstaltungen verursacht wurden, die die Beweiskraft der Dendyschen Ausführungen sehr vermindern. Diese Tatsache im Zusammenhang

mit dem Nichtvorhandensein der direkten Beziehung zwischen dem Pinealnerv und dem rechten G. habenulae bei *P. fluviatilis* spricht nach meiner Meinung entschieden wider die Theorie der homomeren Bedeutung der Parietalorgane. Die Theorie von DENDY verliert also auch diesen Stützpunkt.

Die Blutgefäße der Parietalorgane wurden von den Untersuchern bisher sehr wenig berücksichtigt, sie zeigen aber sehr interessante Beziehungen zu den Wänden dieser Organe. Wie ich schon oben bemerkt habe, wird der Pinealnerv in seinem Verlauf durch ein Blutgefäß begleitet, welches ich als Pinealarterie bezeichnen möchte. Diese Arterie verbindet sich mit dem Kapillarnetz, welches zwischen dem Pinealorgan und der oberen Wand des Parapinealorgans liegt. Seitlich und oberhalb des Pinealorgans sind keine Blutgefäße vorhanden, das Blut hindert also in keiner Weise den Durchgang der Lichtstrahlen durch die Pellucida des Pinealorgans, was sich vom Parapinealorgan nicht behaupten läßt. Bei letzterem Organ ist nur die vordere seitliche Fläche, welche der pigmentierten Stelle der Pellucida des Parapinealorganes entspricht, von Capillaren frei, also wieder die Zone, welche vielleicht der Lichtperception dient. Die übrige seitliche Fläche, so weit sie von dem Arachnoidalgewebe bedeckt ist, kann eventuell Capillaren haben. Die Hauptbedeutung gehört aber dem Zwischennetz, welches in der dünnen bindegewebigen Lamelle zwischen den beiden Organen liegt. Hier liegen die Capillaren an der Wand der Parietalorgane sehr dicht an, und ein Paar Capillaren tritt regelmäßig in die Masse des Pinealorgans von unten her ein. Diese Capillarschlingen sind immer im Gebiet zwischen dem Atrium und dem übrigen Teil der unteren Wand des Pinealorgans zu finden (Textfig. 5) und sind manchmal 0,04 mm hoch. Sie können also die innere Kernzone der retinalen Platte erreichen.

Wenn nach all dem oben Gesagten das Pinealorgan bei *P. fluviatilis* keinen direkten Zusammenhang mit dem rechten G. habenulae, geschweige dem linken Ganglion hat, ist die unmittelbare Verbindung des Parapinealorgans mit dem linken G. habenulae auch bei *P. fluviatilis* nicht zu bestreiten. Ich kann in dieser Beziehung die Angaben andrer Autoren, welche im allgemeinen keine wesentlichen Unterschiede bieten, nur bestätigen, ich möchte jedoch einige Änderungen der Nomenklatur der Bestandteile des G. habenulae vorschlagen.

Man weiß nämlich, daß das linke G. habenulae in drei Teile zergliedert wird. Die vordere Partie des Ganglions wird nach vorn unter das Parapinealorgan vorgeschoben und verschmilzt mit der

unteren Wand derselben so innig, daß im mittleren Gebiet der unteren Wand des Parapinealorgans eigentlich keine Grenze zwischen den beiden Gebilden bemerkbar ist. Die Grenze kann man hier nur konventionell angeben, entsprechend der peripheren intermediären Piaplatte, die die Randzone der unteren Wand des Parapinealorgans von der Oberfläche des Ganglionteils abtrennt und die Blutcapillaren trägt. Wegen dieses direkten Zusammenhangs mit dem Parapinealorgan kann man dem vorderen Ganglionteil keine selbständige Bedeutung zuschreiben. Nach meiner Meinung ist es viel richtiger, diesen Teil als integrierendes Glied des Parapinealorgans zu betrachten. Ich halte solche Auffassung um so mehr berechtigt, da die von OWSJANNIKOW und von mir beobachteten Verlängerungen des Innenraums des Parapinealorgans sich immer in das Ganglion fortsetzen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sich dieser Teil des G. habenulae in engem Zusammenhang mit dem embryonalen Kommunikationskanal des Parapinealorgans entwickelt und einigermaßen dem Stiel des Pinealorganes entspricht. Da hier aber sicher Ganglienzellen vorhanden sind, will ich in der folgenden Beschreibung diesen Teil des linken G. habenulae Ganglion parapineale nennen.

Das G. parapineale wird mit dem hinteren Teil des G. habenulae, welchem ich diese Bezeichnung sensu strictiori lasse, durch ein Zirbelpolster verbunden, welches beim erwachsenen *P. fluviatilis* bis 1,4 mm lang ist; in dieser bei *P. fluviatilis* rein ependymalen Partie sind Nervenfasern eingeschlossen, welche vom G. parapineale zum linken G. habenulae ziehen (Tractus habenularis). Selbstverständlich nenne ich diese dünne Nervenfaserschicht Tractus parapinealis, da seine Nervenfasern sicher nur zum Parapinealganglion in direkter oder indirekter Beziehung stehen. Das linke G. habenulae nach meiner Nomenklatur ist nur der hintere Teil einer in der embryonalen Zeit wohl zusammenhängenden linken ganglionären Masse des habenulären Gebiets. Dieser Teil ist unmittelbar mit der Commissura habenularis verbunden und verdient nach diesem Merkmal ebenso wie das rechte Ganglion seinen Namen.

Ich lasse weitere Besonderheiten der Parietalgegend bei *P. fluviatilis* unberücksichtigt, da sie nur sehr unbedeutend vom Bau derselben Gegend bei *P. Planeri* (STUDNIČKA) abweichen.

Ich vermeide in der weiteren Beschreibung des inneren Baues der Parietalorgane die sonst üblichen Bezeichnungen der unteren Wand der Parietalorgane als retinale Schicht oder sogar »Retina der Parietalorgane« aus unten beigebrachten Gründen, um eventuelle künftige

physiologische Untersuchungen nicht irrezuleiten. Wenn man mir einwenden will, daß die untere Wand des Pinealorgans wegen ihrer Pigmentierung als Retina zu benennen sei, kann ich auf das Vorhandensein von Pigment in der oberen vorderen Wand des Parapinealorgans hinweisen. Wir müßten dann folgerichtig auch diesen Teil des Parapinealorgans Retina nennen, aber dabei wird die morphologische Gleichwertigkeit der unteren Wand in beiden Parietalorganen verschleiert. Aus diesem Grunde wähle ich mehr indifferente Bezeichnungen, welche nur die Topographie der entsprechenden Gebilde ausdrücken. Für die obere Wand des Pinealorgans ist die von Studnicka angenommene, von Carrière eingeführte Bezeichnung »Pellucida« ganz passend. Wenn aber Studnicka auch die obere Wand des Parapinealorgans mit diesem Namen belegen will, kann ich ihm in dieser Richtung nicht folgen. Sie ist kaum für die Durchstrahlung geeignet, da ihre vordere Partie nach meinen Beobachtungen sehr oft pigmentiert ist und die übrige Ausdehnung mit einem Capillarnetz bedeckt wird.

Durch die gegebene Beschreibung der äußeren Form der Parietalorgane bei *P. fluviatilis* sind deren Besonderheiten bei diesem Tier in genügender Weise dargestellt und ich kann die Ergebnisse der Vergleichung der Parietalorgane bei *P. fluviatilis* mit denen bei andern Petromyzontenarten in folgender Weise zusammenfassen. Das Pinealorgan besteht bei *P. fluviatilis* aus dem 0,8-1 mm langen Pinealnerv und dem eigentlichen Pinealorgan oder der Endblase, welche annähernd laibförmig und an der oberen Seite nur schwach gewölbt ist. Die Endblase ist weiter mit einem engen Binnenraum versehen. Am unteren hinteren Pol der Endblase wird die untere Wand verdickt und nach hinten kegelartig ausgezogen. In diesem Teil, dem Atrium des Pinealorganes, ist ein ellipsoidaler Hohlraum eingeschlossen, welcher mit dem Hohlraum der Endblase kommuniziert, nach hinten aber abgeschlossen ist. Das Atrium verjüngt sich an seinem hinteren Ende und seine caudale Fortsetzung stellt jetzt die vordere etwas dickere Partie des Pinealnerven dar. In diesem Gebiet des Pinealnerven ist bei *P. fluviatilis* ein zweiter, aber allseitig abgeschlossener Hohlraum von sphärischer Form vorhanden. Noch weiter caudalwärts kann der Pinealnerv in mehrere sekundäre Nebenstränge gespalten werden, welche sich schließlich im Gebiet zwischen dem hinteren Rand des rechten Habenularganglions und der hinteren Commissur wieder zu einem Strang vereinigen, der in die hintere Commissur hineintritt. Die Anfangs- und die Endpartie des Nerven liegen meistens median,

die mittleren Abschnitte liegen nach links vom G. habenulae dextrum.

Das Parapinealorgan besteht ebenfalls aus drei Abschnitten: Endblase, Parapinealganglion und Parapinealpolster mit dem in ihm eingeschlossenen Tractus parapinealis. Man darf aber von vornherein diese Bestandteile nicht mit den Teilen des Pinealorgans ohne weiteres homologisieren. Nur die Endblasen sind wahrscheinlich morphologisch gleichwertig, aber nur in sehr weitem Sinn. Die Endblase ist halbkugelförmig, die untere Wand derselben wird durch einen Nervenfaserstrang unmittelbar mit dem G. parapineale verbunden. Der Innenraum der Endblase zeigt die Tendenz, sich nach unten ins G. parapineale fortzusetzen. Das Parapinealpolster zieht vom Parapinealganglion bis zum linken G. habenulae.

Beide Parietalorgane haben je eine dünne Piahülle, die zwischen den Parietalorganen eine Blutgefäße tragende Pialamelle haben, welche eine Art von Choriodea für beide Organe darstellt.

Feinere Struktur des Pinealorgans.

Wand des Pinealorgans.

In der Wand der Endblase des Pinealorgans unterscheiden die meisten Verfasser nur zwei Gebiete: die untere verdickte und pigmentierte Platte und die nicht pigmentierte obere Platte oder die Pellucida. Jeder Wand gehört ihre spezielle feinere Struktur an, am Übergangsrand sind nach Studnicka Zellen vom Übergangstypus vorhanden. Ich finde bei *P. fluviatilis*, daß dieses Übergangsgebiet eine selbständige Struktur hat und als ein besonderes Randgebiet des Pinealorgans betrachtet werden muß. Um sich die Merkmale dieses Randgebietes vorstellen zu können, muß man erst die beiden andern Gebiete hinsichtlich ihrer allgemeinen Struktur näher berücksichtigen.

Owsjannikow (25) hat noch keine bestimmte Bezeichnungen für die beiden Wände des Pinealorgans und spricht manchmal von äußerer, manchmal von vorderer Wand des Organs in demselben Sinn. Soviel ich ihn in dieser Beziehung verstehen kann, handelt es sich hier um die Pellucida, welche nach seiner Beschreibung in der Mitte verdickt werden kann oder zipfelförmig in die Höhle des Pinealorgans hineinragt. Studnicka bemerkt nachträglich, daß zipfelförmige Fortsätze ohne Regelmäßigkeit verteilt sind und daß sie in der Mitte der Pellucida in keiner Weise höher sind. Die Pellucida geht auf den Seiten allmählich vollkommen in die untere Platte über. Zwischen

beiden Schichten befindet sich eine Übergangspartie, die von cylindrischen Zellen gebaut ist.

Die Form der unteren Wand wurde von Owsjannikow nicht berücksichtigt, genauere Angaben finden sich aber bei Studnicka (*P. Planeri*). Dieser Verfasser sieht bei ganz jungen Ammocoeten die obere Seite der unteren Wand oft stark gewölbt, und die Stelle, wo das Atrium in den Hohlraum des Organs einmündet, befindet sich gerade auf der Höhe dieser Wölbung. Dieses Verhalten erinnert nach meiner Meinung sehr an die Lippen, welche ich am Rande der mittleren Einsenkung der unteren Wand des Parapinealorgans finde. Bei älteren Ammocoeten und bei vollkommen erwachsenen Tieren ist die untere Wand des Pinealorgans nach Studnicka entweder breit rinnenförmig oder unregelmäßig vertieft und in der Mitte befindet sich noch eine besondre Furche, die in die Atriummündung führt.

Nach meinen Beobachtungen an *P. fluviatilis* muß ich sagen, daß wie auf die allgemeine Form so auch auf die Form der unteren Wand das Fixationsverfahren den größten Einfluß hat. Wenn unter der Wirkung der Reaktion, wie Chromsäure oder Sublimat, der Binnenraum des Pinealorgans vergrößert wird, dann nimmt auch die obere Fläche der unteren Wand stark rinnenförmig zu. Man muß aus diesem Grund die Form der unteren Wand nur an solchen Präparaten untersuchen, welche keine Deformationen der äußeren Formen erfahren haben. Mit diesem Vorbehalt kann man sagen, daß auch beim erwachsenen Tier die obere Seite der unteren Wand leicht gewölbt ist oder ziemlich flach erscheint. Die mittlere Atriumrinne bildet dabei die einzige Einsenkung der Wand, und die Ränder dieser Rinne sind manchmal höher als die übrige Oberfläche.

Das Pinealorgan bewahrt nach meinen Beobachtungen dasselbe allgemeine Aussehen der unteren Wand beim erwachsenen Tier wie bei *Ammocoetes*. Wegen der Form der unteren Wand des Pinealorgans wurde schon von Gaskell (13) und von Studnička (34) hervorgehoben, daß das Pinealorgan (und nach Studnička auch das Parapinealorgan) nicht die Gestalt von Kameraaugen haben. Bei jungen Ammocoeten ist das Pinealorgan sicher schon funktionsfähig, die untere Wand desselben aber ist an ihrer oberen Seite gewölbt, statt, wie es in einem Kameraauge sein müßte und wie man das auch in den Parietalaugen der Saurier sieht, becherförmig zu sein. Zu diesen Ausführungen fügt Studnička noch hinzu, daß sich zwar in erwachsenen Tieren die Retina vertieft, dabei aber nur rinnenförmig wird, in der Medianebene vertieft sie sich nicht. Auf seinen Präparaten hatte der Verfasser über

dem Atrium immer eine Hervorwölbung der oberen Seite der unteren Wand gesehen.

Ich muß auch diese letzte Stütze der kameralen Natur des Pinealorgans fallen lassen, da ich keine Andeutung von becherförmigem Bau im Pinealorgan finde, und bin geneigt, ein becherförmiges Aussehen eher dem Parapinealorgan zuzuschreiben. Ich sehe nach der Zeichnung des Pinealorgans von Studnicka bei *P. marinus* ([34], Fig. 13), daß bei dieser Art, ungeachtet der linsenförmigen Pellucida, die obere Seite der unteren Wand ganz flach ist. Ich glaube also, daß das Pinealorgan bei Petromyzonten nicht zu den kameralen Augen zu zählen ist, wenn seine Augennatur sogar unzweifelhaft bewiesen wäre. Diese Schlußbetrachtung folgt schon aus dem Verhalten des spaltförmigen Binnenraums des Pinealorgans, wie ich schon gesagt hatte.

Die obere Wand des Pinealorgans von *P. fluviatilis* ist an meinen Präparaten nur selten an ihrer unteren Seite leicht wellenförmig oder ganz eben. Viel öfter ist sie mit nach unten hängenden Zapfen versehen, welche mit ihren abgerundeten unteren Enden bis zu den kolbenförmigen Fortsätzen der Sinneszellen der unteren Wand gelangen. Vom Binnenraum des Pinealorgans bleiben deshalb nur einige Hohlräume: die Räume zwischen den Zapfen. Diese Räume werden an den besten Präparaten durch ein feines Netzwerk ausgefüllt.

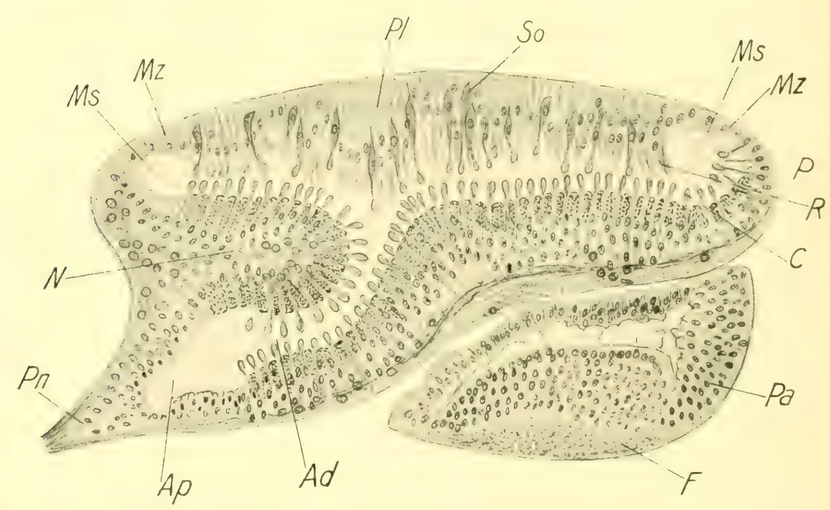
In den seltenen Fällen, wo die untere Seite der Pellucida flach oder wellenförmig ist, sind auch diese einzelnen Lacunen nicht vorhanden, und im Pinealorgan bleiben nur kleine Zwischenräume zwischen den kolbenförmigen Enden der Sinneszellen und des gleich zu besprechenden Randsinus (Textfig. 6).

Im Übergangsgebiet sind ganz andre Zellen als in beiden Wänden vorhanden. Sie sind nicht cylindrisch, sondern ganz niedrig, ebenso wie in diesem Gebiet bei *Geotria* nach Dendy (7); es sind also niedrige prismatische Zellen. Sie umgeben die im Querschnitt halbkugelförmige Rinne, welche sich ganz deutlich vom übrigen Hohlraum des Pinealorgans abhebt. Zum Unterschied von den Zellen der Zapfen der oberen Wand sind die Zellen im Übergangsgebiet an ihrer inneren Seite ganz scharf begrenzt. Dadurch gewinnt die Randrinne, welche ich als »Randsinus« bezeichnen möchte, den Charakter eines gesonderten Gebiets des Pinealorgans mit einer eigenen Bedeutung.

Wenn man nicht nur die Größe, sondern auch andre Merkmale der Zellen im Randgebiet bei *P. fluviatilis* in Betracht zieht, kann man nicht wie Studnicka sagen, daß die Pellucida an ihren Seiten allmählich vollkommen in die untere Wand des Organs übergeht. Die Randzellen

unterscheiden sich durch die Färbung und innere glatte Begrenzung sehr scharf von den Zellen der Pellucida, und die pigmentierte untere Wand unterscheidet sich wieder sehr deutlich von der Randpartie. Alle angeführten Merkmale veranlassen mich, die Randpartie als ein drittes Gebiet der Wand des Pinealorgans zu betrachten.

Ich muß aber bemerken, daß diese Randpartie nicht immer deutlich differenziert ist, es fehlt nämlich manchmal der Randsinus. In solchen Fällen sind auch die Randzellen schwer zu unterscheiden.



Textfig. 6.

Medianer sagittaler Längsschnitt der Parietalorgane vom erwachsenen *P. fluviatilis*. Sublimat-Osmiumsäure, Eisenhämatoxylin. *Ad*, distale, pigmentierte Abteilung und *Ap*, proximale, nicht pigmentierte Abteilung des Atriums; *C*, Endknopf der Sinneszelle; *F*, Faserschicht des Parapinealorganes; *Ms*, Randsinus; *Mz*, Zellen des Randgebietes der Endblase des Pinealorgans; *N.*, Falte der Wand des Pinealorgans, welche die Endblase vom Atrium abtrennt; *P*, Pinealorgan; *Pa*, Parapinealorgan; *Pl*, Pellucida; *Pn*, Pinealnerv; *So*, Sinneszellen der Pellucida; Sinneszellen der unteren Wand der Endblase und des Atriums sind wegen des »weißen« Pigmentes nicht sichtbar. Die innere Höhle des Pinealorgans ist etwas durch die Wirkung des Fixationsgemisches erweitert, die Verbindungsstücke der Pellucidazellen von den Endstücken der Sinneszellen abgetrennt und in die Fasern ausgezogen, welche mit *R* bezeichnet sind.

Die Randzellen gehören, wenn sie gut differenziert werden, mehr der oberen als der unteren Wand an.

Das vierte Gebiet der Wand der Endblase gehört dem Atrium an. Bei *P. Planeri* hat Studnicka verschiedene Variationen des Atriums gefunden und betont überhaupt die Variabilität dieses Gebildes. Übrigens soll dessen Wand wie die untere Wand der Endblase zusammengesetzt sein.

Bei *P. fluviatilis* finde ich keine große Variabilität des Atriums.

Seine Lage und Größe sind hier ziemlich beständig. Nach der Beschaffenheit der Wand möchte ich zwei Abschnitte des Atriums unterscheiden: einen distalen und einen proximalen. Nur der distale Abschnitt hat die Struktur der unteren Wand der Endblase, der proximale aber ist pigmentfrei.

Sehr oft konnte ich eine Verdickung des oberen Randes der Mündung des Atriums in den Hohlraum der Endblase wahrnehmen. Diese Verdickung entspricht der stärkeren Wölbung der oberen Seite der unteren Wand des Pinealorganes, wovon schon früher die Rede war.

Die untere Wand des Pinealorgans.

Schichtung. Eine gewisse Schichtung, welche an der unteren Wand des Pinealorgans sich bemerken läßt und welche durch die Verteilung des Pigments und der Zellkerne bedingt wird, hat wohl vor allem die Veranlassung gegeben, diese Wand als eine Retina zu betrachten. Wenn Ahlborn (1) hier der Schichtung noch keine Aufmerksamkeit geschenkt hatte, so hat Beard (3) schon drei Schichten unterschieden. Die untere Wand besteht nach seinen Beobachtungen aus der inneren Stäbchenschicht mit Pigment, der mittleren Kernschicht und der äußeren (granula striated) Faserschicht mit nicht zahlreichen Ganglienzellen.

Owsjannikow (25) findet aber bei *P. fluviatilis* schon fünf Schichten in der unteren Wand des Pinealorgans: ganz nach unten liegen Fasern, darauf folgen Nervenzellen, noch weiter nach oben finden sich Zellen kleinerer Art und ganz oben liegen die Stäbchen.

Nach Studnicka (32) lassen sich bei *Ammocoetes* vier Schichten unterscheiden:

1. Eine zu unterst liegende Schicht von Nervenfasern, welche mit denen des Pinealnerven in direkter Verbindung stehen.

2. Eine Schicht von basalen Zellen, welche den großen Körper haben. Das Protoplasma dieser Zellen ist nur wenig färbbar und mit einem großen Kern versehen. Auch zwischen diesen Zellen verläuft eine Anzahl von Nervenfasern.

3. Eine Schicht von Kernen, welche den kleineren Zellen angehören.

4. Eine Schicht von cylindrischen Zellen, die den Stäbchen andrer Autoren entsprechen.

Diese Schichtenbeschreibung wiederholt Studnicka (34) in seiner Monographie der Parietalorgane wahrscheinlich mit der Absicht, ihre Richtigkeit noch einmal zu betonen. Er erklärt dabei seine frühere Ansicht, daß beim erwachsenen *Petromyzon* eine etwas andre

Bauweise der unteren Wand vorliegt, als irrtümlich, da er später bei *P. marinus* schon das bei *Ammocoetes* wahrgenommene Bild wiedergefunden hat.

Wenn man die von STUDNICKA gelieferte Beschreibung der einzelnen Elemente der unteren Wand berücksichtigt, muß man zum Schluß kommen, daß die Schichtung der vermeintlichen Retina des Pinealorgans in keiner Weise der Schichtung der zelligen Elemente der Retina in den lateralen Augen entsprechen kann, da sie nur eine Schichtung gleichartig differenzierter Teile derselben Zellen darstellt. Diese Schichtung hat also eine spezielle Bedeutung, welche nur nach dem Bekanntwerden mit den einzelnen Elementen der unteren Wand des Pinealorgans verständlich werden kann.

DENDY (7) unterscheidet bei *Geotria* nur die Schicht der Epithelzellen und die untere Schicht der Nervenfasern mit den Ganglienzellen.

Vorläufig möchte ich jedenfalls sagen, daß ich bei *P. fluviatilis* die drei Schichten, welche BEARD angegeben hat, sehr gut unterscheiden kann. Eine andre Anzahl der Schichten anzunehmen, ist nach meiner Meinung nicht angezeigt. Die hellen Zellen mit großem Kern treten, nach meinen Beobachtungen, auch bei *Ammocoetes* von *P. fluviatilis* nicht als gesonderte Schicht auf, sondern werden zwischen die Ganglienzellen der äußeren Schicht eingelagert. Dem Gesagten zufolge unterscheide ich folgende drei Schichten in der unteren Wand des Pinealorgans: die untere faserige Schicht mit den in derselben zerstreuten großkernigen Zellen, die Schicht der Kerne der Stütz- und Sinneszellen und die obere Schicht der pigmentierten Stützzellenkörper. Diese Schichtung entspricht der Differenzierungsweise der Stützzellen, welche, wie von STUDNIČKA richtig beschrieben worden ist, die ganze Dicke der unteren Wand einnimmt. Die Dreigliederung der Stützzellen ist also zum Grundprinzip der Struktur der unteren Wand geworden und die Teilung desselben in drei Schichten wird durch die Inkorporierung der Sinneszellen und noch andrer Zellenarten gar nicht gestört. Das ist von vornherein verständlich, da die Stützzellen der unteren Wand — wenn wir nur die Angaben von STUDNIČKA hätten — nicht wie die MÜLLERschen Fasern der Retina nur die sekundäre mechanische Bedeutung besitzen, sondern als pigmentierte Zellen eine höhere Bestimmung haben müssen.

Die weitere Besonderheit der Schichtung der unteren Wand, besonders beim erwachsenen Tier, besteht bei *P. fluviatilis* nach meinen Untersuchungen darin, daß die obere pigmentierte Schicht und die mittlere Kernteilung nicht scharf voneinander abgegrenzt werden und die

oberen Kerne manchmal schon der Pigmentschicht angehören. Ich finde sogar die Pigmentkörnchen in der unteren Faserschicht. Der Unterschied in der Schichtung der Retina bei *Ammocoetes* und beim erwachsenen Tier besteht in meinen Präparaten hauptsächlich in dem Aussehen der unteren faserigen Schicht. Bei *Ammocoetes* sind hier die Zellen verhältnismäßig dichter gelagert als beim erwachsenen Tier. Beim letzteren ist diese Schicht hauptsächlich faserig differenziert. In der Zwischenwand des Atriums nimmt die faserige Schicht die intermediäre Lage zwischen beiden, oberen und unteren, Kern- und Pigmentschichten ein. Die faserige Schicht nimmt hier die Form eines Fortsatzes der Faserschicht der hinteren Wand der Endblase an, welche sich von hinten nach vorne hineinschiebt. Diese faserige Lamelle wurde von STUDNICKA (34) unrichtig als ein bindegewebiges Septum beschrieben. Gerade an der Stelle der Verbindung der Lamelle mit der faserigen Schicht (Textfig. 5) der hinteren Wand finde ich bei *P. fluviatilis* eine Anhäufung von größeren Zellen, welche die angegebene Stelle sehr gut von der Piaschicht unterscheiden läßt.

Die Struktur und die Schichtung der unteren Wand der Endblase setzen sich ohne Veränderungen in die distale Partie des Atriums fort, während das proximale Gebiet desselben schon andre Struktur hat. Die Pigmentschicht setzt sich in das Atrium an der oberen wie an der unteren Wand desselben gleich weit fort.

In der Richtung zum Übergangs- oder Randgebiet der Endblase verschmälern sich alle Schichten der unteren Wand der Endblase ganz gleichmäßig und die Pigment- und Faserschicht verschwindet am Rande fast gleichzeitig. Nur die Kernsubstanz setzt sich ununterbrochen unter allmählicher Verminderung der Kernanzahl als einzige Kernreihe in das Randgebiet fort. Nur am hinteren Rande der Endblase vollzieht sich der Übergang von der unteren bzw. hinteren Wand zur oberen in etwas abweichender Weise. Hier treten die Zellen des Randgebiets noch früher auf, als die faserige Schicht mit ihren großkernigen Zellen verschwindet. Demgemäß endigt hier die Pigmentschicht früher als die äußere faserige Schicht.

Hinsichtlich der zelligen Elemente der unteren Wand hätte man eigentlich, um die folgenden Ausführungen verständlich zu machen, nur die mehr modernen Angaben von RETZIUS und STUDNICKA zu berücksichtigen, wenn diese Angaben gleichbedeutend wären. Aber gerade die Übereinstimmung in dieser Frage ist nicht vorhanden. In der Annahme, daß diese beiden Forscher vielleicht ganz andre Elemente gesehen hatten, sehe ich keine sichere Rettung, da die genannten Forscher von ihrer

Seite keine Versuche gemacht hatten, ihre Beobachtungen in gegenseitige Harmonie zu bringen. Ich fühle mich deswegen verpflichtet, auch die Angaben älterer Untersucher zu berücksichtigen, um meine eigenen Beobachtungen in richtiger Beleuchtung darzustellen.

Den ersten Versuch, den Zusammenhang zwischen den verschiedenen Bestandteilen zu verfolgen, hat Beard durchgeführt, welcher dazu den Bau des Pinealorgans bei *Ammocoetes* benutzte. Die Darstellung von Beard befindet sich vollkommen unter dem Einfluß des Gedankens von der Augenbedeutung des Pinealorgans. Er unterscheidet in der pigmentierten Schicht Stäbchen und sogar Zapfen, welche in der mittleren Schicht mit kleinen Zellen zusammenhängen. Die kleinen Zellen verbinden sich unmittelbar mit den Ganglienzellen der (äußeren) unteren Faserschicht, die ihre Nervenfasern in die Pinealnerven senden.

Es ist nach meiner Meinung nicht schwer, die Bedeutung der Beardschen Stäbchen und Zapfen zu verstehen. An seiner Zeichnung (Fig. 7, Taf. VII) sind die Stäbchen hell und die Zapfen dunkel abgebildet. Die Stäbchen entsprechen also den Studničkaschen Stützzellen und die Zapfen den Sinneszellen. Beard hat diese beiden Arten der Zellen schon lange vor Studnička gesehen, wenn er auch die übrigen Verhältnisse des Zusammenhangs der Elemente der unteren Wand unrichtig verstanden hat. Ganz richtig aber hat er noch den großen Zellen der unteren Faserschicht die Bedeutung von Ganglienzellen zugeschrieben, obgleich seine Angabe über das Hineindringen der Nervenfasern derselben in den Pinealkern, wie ich unten zeigen werde, eine reine Intuition ist.

Owsjannikow (25) unterscheidet in der pigmentierten Schicht nur eine Zellenart, welche er niedere Zellen nennt, und berichtet weiter, daß diese cylindrischen Stäbchenzellen mit glänzenden Endstücken versehen sind, welche in den Binnenraum der Endblase hineinragen. Owsjannikow ebenso wie Beard gibt nicht näher an, worin er eigentlich das Pigment eingeschlossen vermutet. Er spricht nur davon, daß jedes Stäbchen von der Spitze bis zu seinem breiten unteren Ende mit Pigmentkörnchen bedeckt ist. Von andern Elementen der unteren Wand der Endblase liefert dieser Verfasser nur allgemeine Angaben. Die Stäbchenzellen sollen an ihrem unteren Ende in Fasern auslaufen und sich mit anderen ovalen Zellen verbinden. Noch weiter nach unten vereinigen sich die Fasern wieder. An der Peripherie der Wand scheinen die Fasern an manchen Stellen frei zu endigen, indem sie sich der Piaschicht anlegen, in andern Stellen gehen sie in feine Fasern über und können bis zum Nerven verfolgt werden. Fast in gleicher Weise klingt

die Beschreibung derselben Elemente bei GASKELL (13), der wieder die stäbchenförmigen Zellen in der pigmentierten Schicht findet und an ihren Enden die stäbchenförmigen Fortsätze beschreibt, welche wohl den glänzenden Endstücken, welche OWSJANNIKOW gefunden hatte, entsprechen und die im Binnenraum der Endblase liegen. Von den Cylinderzellen mit langem Secretfaden, welcher tief im Zellkörper beginnt und sich in den Hohlraum der Endblase fortsetzt, berichtet auch LEIDIG (20), welcher nur die stark durch den Einfluß der Fixationsflüssigkeiten deformierten Pinealorgane untersucht hatte.

Der Zustand der Kenntnisse über die Struktur des Pinealorgans war also nicht sehr befriedigend, als RETZIUS seine GOLGI-Färbung des Pinealorgans vorgenommen hatte. Nach seinen Befunden haben die mit GOLGI-Verfahren sich schwarz färbenden Elemente der unteren Wand des Pinealorgans so differente Formen, daß es schwer ist, eine allgemeine Charakteristik derselben zu liefern. Ein Teil von ihnen sind offenbar Cylinderzellen, welche von der äußeren Piaschicht, an der sie ihre etwas erweiterten Füße haben, als schmal gestreckte Zellen gegen die Höhlung des Organs ziehen. Ihr Kern liegt verschieden hoch in der Zelle. Das untere Ende der Zelle ist verzweigt, manchmal in sehr bizarrer Weise. In der unteren Schicht färben sich Zellen andrer Gestalt, welche mehr tangentiell angeordnet sind und mit ihren Fortsätzen dem unteren Umfange parallel verlaufen. Die geschilderten Cylinderzellen hält RETZIUS für verkümmerte Ependymzellen oder wenigstens solchen Zellen ähnlich. Sie sind nach seiner Meinung die Stützelemente. Unter ihnen sind Elemente mit dem Charakter der Neurogliazellen verstreut. Sinneszellen konnte er mit Hilfe der GOLGIschen Färbung nicht finden.

Diese Untersuchung wurde am Pinealorgan von *Ammocoetes* ausgeführt und hat sich der Verfasser in seinen Schlußbetrachtungen in vorsichtiger Weise nur auf die von ihm festgestellten Verhältnisse beschränkt. Er spricht jedenfalls ganz bestimmt aus, daß das Pinealorgan kaum als ein wirkliches Sinnesorgan aufzufassen ist und daß in ihr sicher kein Auge vorliegt. Er will aber hiermit nicht sagen, daß in andern Ausbildungsstadien das Pinealorgan nicht als ein Sinnesorgan gedeutet werden kann. Bei *Ammocoetes* liegt aber ein Stadium vor, welches entweder noch nicht dahin gelangt oder auch schon zurückgebildet worden ist. Die Endigungsweise der Nervenfasern, welche aus dem Pinealnerv in die untere Wand der Endblase gelangen, konnte der Verfasser nicht entdecken.

STUDNIČKA (34) nimmt ohne weiteres an, daß die von RETZIUS

beschriebenen Cylinderzellen den von ihm bei *Ammocoetes* und *P. marinus* entdeckten pigmentierten Stützzellen entsprechen. Die Stützzellen sollen im Niveau der oberen Oberfläche der unteren Wand der Endblase mit einer glatten, mit ganz niedrigen Stäbchensäumen bedeckten Endfläche endigen. Zwischen den oberen Rändern der Stützzellen sowie zwischen den Stützzellen und den Sinneszellen hat der Verfasser die Cohn-Heidenhainschen Schlußleisten gefunden.

Die Sinneszellen lassen sich in embryonalen Entwicklungsstadien nachweisen. In etwas älteren Ammocoeten zeichnen sie sich durch ihre scharfen Konturen und ihre sehr intensiv färbbaren Körper aus. Sie sind ganz dünn und nur im Kerngebiet ein wenig angeschwollen. Dieses Gebiet befindet sich am unteren Ende der Zelle, welche sich hinter ihm in eine Nervenfaser verlängert: das obere Ende der Sinneszelle läuft in einen eigentümlichen Fortsatz aus, welcher ins Lumen des Organs tief hineinragt und sich verästelt.

Bei der Untersuchung des ausgewachsenen Tieres konnte Studnička (34) an den oberen Enden der Stütz- und Sinneszellen die hyalinen in das Lumen des Organs hineinragenden Endstücke bemerken. Zwischen den runden basalen Zellen schreibt er einigen den Charakter von Ganglienzellen zu. Diese früheren Beobachtungen von Studnička werden von ihm durch die Untersuchung des Pinealorgans bei *P. marinus* und *P. Planeri* noch vervollständigt, besonders hinsichtlich der Sinneszellen. Zum Zwecke der großen Monographie hat der Verfasser die Pinealorgane aller drei europäischen Arten von *Petromyzon* nochmals revidiert und noch weitere Einzelheiten hervorgebracht. Ich werde diese Einzelheiten in jedem speziellen Fall berücksichtigen.

Ich möchte gleich auch von den Struktureigentümlichkeiten der unteren Wand der Endblase bei *Geotria* erwähnen, daß sie nach Dendy (7) in einigen Beziehungen von denen bei *Petromyzon* abweichen. Es sind das die Stützzellen, welche bei *Geotria* an den oberen Enden gewölbte und mit Pigmentkörnchen angefüllte kurze Abschnitte tragen; diese halbkugelförmigen Abschnitte sind sehr deutlich von den Zellen selber abgegrenzt. Diese scheinbare Abgrenzung schreibt Dendy dem Vorhandensein besonderer Grenzmembranen zu.

Auf Grund dieser Beobachtung äußert sich Dendy gegen die Studničkaschen letzten Angaben über die Stützzellen und macht diesem Verfasser den Vorwurf, daß er seine früheren Ansichten zu früh verlassen habe' als er den Stützzellen einen niedrigen Stäbchensaum zuschrieb.

Die Sinneszellen haben nach Dendy eine spindelförmige Gestalt,

ihre unteren Enden zerfallen in Fibrillen, welche sich in der unteren Schicht verlieren. Ihr Protoplasma wie das obere Endstück sind fuchsinophil, das letztere Gebilde sieht homogen aus und wird durch protoplasmatische Stränge mit den Pellucidazellen verbunden.

In der unteren Nervenfaserschicht beschreibt DENDY bei *Geotria* Nervenfasern, Ganglienzellen und bindegewebige Zellen (connective tissue cells). Die Ganglienzellen sind an ihren großen runden Kernen erkennbar, an manchen kann man ihre Multipolarität gut wahrnehmen. An den dünneren Stellen der unteren Wand sind die Ganglienzellen spärlich; rund um das Atrium aber findet DENDY eine Anhäufung von ihnen, welche ein wahres Ganglion bildet.

Die bindegewebigen Zellen zeichnen sich durch ihre langen und dunkel gefärbten Kerne aus, welche den Kernen der Piaschicht ähnlich sind. Die bindegewebigen Fasern laufen senkrecht durch die Schichten der unteren Wand des Pinealorgans. Außerdem sind in der Nervenschicht noch Häufchen von Pigmentkörnern zu treffen, welche jedoch nicht für einen wesentlichen Bestandteil der Nervenfaserschicht gehalten werden müssen.

Zu meinen eigenen Untersuchungen übergehend will ich zuerst bemerken, daß bis jetzt kein Forscher die Elemente des Pinealorgans in genügender Weise auf Isolationspräparaten zu durchforschen versucht hat. Ich finde, daß solche Untersuchung sehr leicht gelingt, wenn zu Macerationszwecken schwache Osmiumsäurelösungen benutzt werden. Die Stützzellen verlieren dabei ihr Pigment, und die Sinneszellen behalten ihre Endstücke. Für das Studium der Stützzellen ist sogar die Anwendung der Macerationstechnik ganz unerläßlich, da die Methylenblaupräparate oder die nach beliebigem Verfahren gefärbten Schnitte von der Form der unteren Enden der Stützzellen sehr wenig zeigen.

Für die Untersuchung der Sinneszellen haben die Macerationspräparate neben den Methylenblaupräparaten nur sekundäre Bedeutung, da die unteren zarten Endfasern der Sinneszellen regelmäßig bei der Isolierung abbrechen.

Ganglienzellen. Betrachtet man das totale Methylenblaupräparat des Pinealorgans von *P. fluviatilis* mit gut gefärbten Sinneszellen von der unteren Seite, so sieht man natürlich die Sinneszellen der verschiedenen Gebiete der Endblase in allen möglichen Stellungen. Diejenigen im Zentrum (Fig. 1, Taf. I) der unteren Wand stehen ganz senkrecht zur Horizontalebene und sehen wie blaue Pünktchen aus. Die Sinneszellen neben dem Randgebiet der Endblase sind aber fast in einer horizontalen Ebene und ihrer Länge nach sichtbar. Zwischen

diesen beiden Grenzstellungen sieht man alle Übergangsstellungen. Am gut gelungenen Präparat, an welchem vermutlich alle Sinneszellen der unteren Wand gefärbt sind, kann man bequem die Zahl der Zellen bestimmen und die Art ihrer Verteilung studieren. Sie sind meistens einzeln oder nur in kleinen Gruppen von zwei bis drei Zellen zwischen den Stützzellen eingeschlossen. Die Dichtigkeit ihrer Verteilung ist überall bis zum Randgebiet gleich.

Es ist unmöglich, die Sinneszellen ohne die Ganglienzellen und Nervenfasern der unteren Schicht mit Methylenblau gefärbt zu erhalten. Die Färbung dringt erst in die Nervenfaserschicht und ihre Elemente bleiben bis Ende der Färbung immer gefärbt.

Um die Lage aller dieser Elemente in der Tiefe des Präparates zu verfolgen, muß man natürlich mit der Mikrometerschraube arbeiten. Mit Hilfe derselben kann man konstatieren, daß die äußerste (bzw. die hinterste) Schicht aus feinen varikösen Nervenfasern besteht, welche sich von allen Seiten der unteren Fläche des Pinealorgans fächerförmig zum Anfangsstück des Pinealnerven sammeln. Ihre fächerartige Anordnung wird jedoch nur in der centralen Partie der unteren Wand der Endblase gut bemerkbar, im Randgebiet ziehen sie weniger regelmäßig, kreuzen sich untereinander und die einzelnen Fasern biegen sich um den Rand der Endblase herum, um in die obere Wand derselben einzudringen.

Durch ihre Zartheit und Varikositäten unterscheiden sich diese untersten Nervenfasern so deutlich von andern Nervenfasern der unteren Schicht, daß ich sie sogar bei voller Färbung aller nervösen Bestandteile mit Methylenblau in ihrem Verlauf verfolgen konnte. Sie sind nach meinen Beobachtungen (Fig. 2, Taf. I) die Nervenfortsätze der Ganglienzellen des Pinealorgans. Die Ganglienzellen liegen in verschiedenem Niveau in der unteren faserigen Schicht; im Präparat liegen sie immer tiefer als das Geflecht der varikösen Nervenfasern. Es gelingt meistens ohne besondere Mühe, diese Nervenfasern bis zur Verbindung mit den Ganglienzellen zu verfolgen.

Die Form der Ganglienzellen an den totalen Methylenblaupräparaten ist äußerst verschiedenartig (Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, Taf. I, 16—20, Taf. III). Sehr oft haben sie einen spindelförmigen Körper, aber in einigen Fällen haben sie auch sphärische Gestalt. Ich glaube, daß diese Verschiedenheit der Form keine Verschiedenheit ihrer Funktionen bedeutet. Sie hat nach meiner Meinung nur strukturellen Sinn, hat also den Zweck, die Verästelungen der Fortsätze gleichmäßig und ökonomisch zu verteilen. Ich will deswegen die Formen der Ganglienzellen

nur vom morphologischen Standpunkt aus beschreiben. Man könnte wohl unter diesen Zellen verschiedene Typen auswählen und nur sie beschreiben. Das finde ich aber nach der Durchmusterung vieler Präparate nicht angebracht, ja sogar falsch. Aus der Betrachtung der Form einzelner Zellen ergibt sich, daß alle möglichen Typen so untereinander durch Übergangsformen verbunden sind, daß die Typengrenzen vollkommen konventionell sein möchten. Ich werde daher nur einige Formen der Ganglienzellen beschreiben, welche, wie ich noch einmal betone, nicht die Bedeutung von Typen haben, sondern nur die Richtungen der Variabilität der Ganglienzellen des Pinealorgans illustrieren und verschiedenste Erscheinungen in dieser Beziehung zeigen.

Ohne Kenntnis dieser Formen kann man die Bedeutung anderer Elemente der faserigen Schicht nicht verstehen oder die Verbindung der Ganglienzellen mit den Sinneszellen erkennen. Besonders wichtig aber scheint mir die Vorstellung von den Ganglienzellen für den Vergleich der Struktur der unteren Wand des Pinealoгgans mit der Retina der lateralen Augen. Man muß sich nur die ganze Menge der prachtvollen Untersuchungen mit speziellen Methoden an der Retina, welche bis jetzt von den bedeutendsten Forschern unsrer Zeit angeführt worden sind, vorstellen, um zu verstehen, daß für den Vergleich der Ganglienzellen der lateralen Retina mit den Ganglienzellen des Pinealorgans gar kein Material vorliegt. Ich werde weiterhin eine ausführliche Beschreibung der Ganglienzellen geben.

Hinsichtlich der Verteilung der Ganglienzellen in der Wand der Endblase kann ich sagen, daß ich die Angabe von Dendy über die Anhäufung der Ganglienzellen um das Atrium nicht bestätigen kann. Bei *P. fluviatilis* finde ich eine dichtere Ansammlung derselben gerade in der Randpartie der unteren Wand der Endblase, wo sie auch die verschiedenartigsten Formen zeigen. In der Nähe des Atriums sind sie spärlicher vorhanden, und dieses Verhalten ist bei *P. fluviatilis* so beständig, daß ich es für typisch halte. Ich glaube deswegen, daß Dendy zu den Ganglienzellen noch andre Zellen, welche diese Bedeutung nicht besitzen, zugezählt hatte. Von einem besonderen Ganglion in der Wand der Endblase scheint mir keine Rede zu sein. In der hinteren Wand über dem Atrium finde ich die Menge der Ganglienzellen nicht größer als in den übrigen Gebieten der Endblase.

Ich kann überhaupt nicht ohne weiteres behaupten, daß meine Ganglienzellen streng denjenigen Elementen entsprechen, welche andere Forscher als Ganglienzellen bezeichneten, da sie diese Zellen gewöhnlich nur sehr stiefmütterlich behandelten. Nur Mayer (29) konnte mit

Hilfe der GOLGI-Methode Ganglienzellen bei *Ammocoetes* finden, welche sicher den von mir entdeckten entsprechen. STUDNIČKA (33) fand bei *P. marinus* entsprechend den MAYERschen Zellen große Ganglienzellen mit auffallend starkem Neurit, welcher parallel mit der unteren Fläche der Endblase verläuft. Da STUDNIČKA dazu noch bemerkt, daß diese Zellen hauptsächlich in den seitlichen Partien der unteren Wand liegen, können es wirklich Ganglienzellen sein, ihr mächtiger Fortsatz aber kann, nach meiner Meinung, nicht ein Neurit sein. An meinen Präparaten sind die Ganglienzellen meistens bipolar, seltener tripolar (Fig. 2 u. 5, Taf. I). Mehr Fortsätze habe ich bei diesen Zellen niemals gesehen. Der bipolare Typus prävaliert in beträchtlichem Maße. Einer der Fortsätze geht in die feine variköse Nervenfaser über, während der andere oder beide andre sich als Dendriten verhalten, nur eine allmähliche Verschmälerung des Zellkörpers zeigen und niemals varikös werden. Sie verlaufen in derselben Ebene, in welcher der Zellkörper liegt, während der Nervenfortsatz sich nach unten vom Zellkörper wendet, um an die unterste Schicht der varikösen Nervenfasern zu gelangen. Die Dendriten laufen parallel der unteren Fläche der Endblase. Aus diesen Gründen glaube ich, daß STUDNIČKA bei *P. marinus* das Anfangsstück eines Dendriten seiner Ganglienzelle gesehen hat, aber nicht einen Neurit, wie er selber vermutet.

Die Zellkörper werden gewöhnlich mit Methylenblau sehr intensiv gefärbt, so daß im Körper und in den Dendriten nur sehr schwach die Neurofibrillen und die Kernstruktur sichtbar werden. Man kann nur feststellen, daß der Kern groß und kugelig ist, wie bei gewissen Zellen, welche an den nicht spezifisch gefärbten Schnitten bemerkbar sind; die Neurofibrillen treten manchmal deutlich auf in den weniger intensiv gefärbten Dendriten.

Die Dendriten bilden an ihren Enden hübsche Endbäumchen, welche verschiedene Formen zeigen. Die Endbäumchen werden durch feine Verästelungen gebildet, die mit kleinen Verdickungen und Plättchen versehen sind. Die Endbäumchen liegen in der unteren faserigen Schicht. Die Endbäumchen aller Dendriten stellen eine fast kontinuierliche Schicht dar, welche sich ungefähr in der Mitte der Höhe der faserigen Schicht befindet.

Die Grenze zwischen dem Körper der Ganglienzellen und den Dendriten kann man nicht streng bestimmen, die Dicke des Körpers schwankt. Es sind kurze und lange Zellen (mit kurzen und langen Dendriten) vorhanden. Die langen Zellen liegen hauptsächlich in der

centralen Partie der unteren Wand, die kurzen gehören dem Randgebiet an.

Ein gutes Übersichtsbild der Verteilung der Ganglienzellen geben Totalpräparate (Fig. 1, Taf. I) der mit Methylenblau gefärbten Organe, welche mit der unteren Seite nach oben gewendet sind. Die Zeichnung wurde bei starker Beleuchtung mit Auerlicht ausgeführt, das Pigment ist beim Zeichnen weggelassen worden; sonst könnte man nicht die tiefer im Organ liegenden Endverzweigungen der Ganglienzellen und die Sinneszellen des Randgebiets wiedergeben. In gleicher Weise sind die Sinneszellen des centralen Gebiets und des Atriums nicht abgebildet, obgleich sie an solchen Präparaten immer mitgefärbt werden, dabei aber Klarheit des Bildes in beträchtlicher Weise beeinträchtigen.

Die Zeichnung gibt die häufig auftretende nicht ganz symmetrische Form des Pinealkörpers wieder, welcher hier eiförmig gestaltet ist, und wo das Atrium näher zum rechten als zum linken Pol des Organs liegt. Im Zusammenhang mit dieser Asymmetrie des Organs divergieren die fächerartig sich an der unteren Atriumwand verbreitenden Nervenfasern mehr nach der linken Seite hin. Die Zellkörper und die Dendriten der Ganglienzellen zeigen im allgemeinen radiäre Anordnung, indem die Enden der Zellen, von welchen die Nervenfasern entspringen, zum Atrium und die Dendriten zum Rand des Organs gerichtet werden. Nur selten sind solche Zellen sichtbar, bei welchen Dendriten quer oder längs des Organs verlaufen. Im Randgebiet aber sind viele Zellen vorhanden, deren Dendriten parallel dem äußeren Rand der unteren Pinealwand orientiert sind, so daß sie als tangentielle Zellen bezeichnet werden können.

Ich finde gewöhnlich auf solchen Präparaten in der Randpartie der unteren Pinealwand eine dichtere Ansammlung von Ganglienzellen als im centralen Gebiet, wo neben dem Atrium die langen bipolaren Zellen liegen, während die untere Wand des Atriums meistens ganz frei von Ganglienzellen ist oder nur vereinzelt Ganglienzellen enthält. Es ist selbstverständlich, daß die Methylenblaupräparate noch lange nicht alle Ganglienzellen, welche in der unteren Pinealwand vorhanden sind, sichtbar machen können. Im großen und ganzen bin ich jedoch nach der Untersuchung vieler solcher Präparate und der Serienschnitte imstande zu behaupten, daß die Verteilung der Ganglienzellen in solcher Weise stattfindet. Was aber die Verteilung der Endbäumchen anbelangt, so finde ich an sehr intensiv gefärbten Präparaten, daß die Endbäumchen, welche gewöhnlich im Randgebiet ebenfalls ein dichteres

Geflecht als im centralen Teil bilden, in Wirklichkeit auch im centralen Gebiet in reichlicher Menge vorhanden sind. Man sieht aber diese Endbäumchen der centralen Partie nur an den überfärbten Präparaten, wo solche intensive Färbung der Sinneszellen vorhanden ist, daß für das Zeichnen das Präparat ganz ungeeignet erscheint.

In der unteren Wand des Atriums habe ich niemals Endbäumchen gesehen, hier ist nur ein Geflecht von Nervenfasern vorhanden, von welchen der größte Teil in den Pinealnerv eindringt.

Die Verteilung der Ganglienzellen entspricht also der Ausdehnung der unteren Wand der Endblase. In der hinteren Wand der Endblase oberhalb des Atriums sind Ganglienzellen ebenfalls vorhanden und an den totalen Methylenblaupräparaten (Fig. 1, *Gn*, Taf. I) sichtbar. Sie gehören hier meistens zu den kurzen und tangentiellen Ganglienzellen. Die eigentliche Atriumwand kann man also als fast frei von Ganglienzellen betrachten. Wenn an den Schnitten hier die großen Zellen in der faserigen Schicht des Atriums auch sichtbar sind, müssen sie eine andre Gruppe der Zellenelemente des Pinealorgans darstellen.

Die Dendriten der Ganglienzellen im Randgebiet können auch in die obere Wand des Pinealorgans hineindringen, ebenso wie man Nervenfasern sieht, welche aus der oberen Wand des Pinealorgans in die Randpartie der unteren Pinealwand hineindringen.

Die Schicht der Ganglienzellen und der Endverzweigungen ihrer Dendrite findet sich auch an den Querschnitten durch die mit Methylenblau gefärbten Pinealorgane wieder (Fig. 10 und 11, Taf. II). Diese Schicht liegt aber nicht der äußeren Piahülle unmittelbar an, sondern findet sich in der Mitte der Höhe der faserigen Schicht. Die Ganglienzellen können auch etwas oberhalb dieses nervösen Geflechts liegen, niemals aber grenzen sie an die Piaschicht an. Dieses Verhalten wird nach der Bekanntschaft mit der Form der Stützzellen verständlich.

Nach dieser allgemeinen Übersicht der Ganglienzellen will ich einige Typen derselben eingehender beschreiben.

Die Zeichnungen 2 und 16 der Tafeln I und III geben einfachste Formen der Ganglienzellen wieder. An der Fig. 16 ist eine sehr typische bipolare Ganglienzelle abgebildet, welche sich durch ihren regulären birnförmigen Körper unterscheidet. Das eine Ende ist spitz ausgezogen, das andre geht in den Dendrit über. Von dem spitzen Ende entspringt der variköse Nervenfortsatz, welcher hier aus Raumersparnis nicht abgebildet ist. Der andre Fortsatz ist vom Zellkörper nicht scharf

abgegrenzt und stellt eine allmählich sich verschmälernde Faser dar, die mit spindelförmigen Verdickungen versehen ist. Unter leichten Biegungen erreicht der Dendrit die terminale Verdickung (Taf. III, Fig. 16), von welcher die Endäste entspringen: die Endäste haben das Aussehen von geknickten, manchmal sich verbreiternden Fäserchen, welche nicht nur in der Ebene der Terminalverdickung bleiben, sondern auch in andere Ebenen sich verteilen. Das Endbäumchen nimmt also die ganze Dicke des nervösen Geflechts der faserigen Schicht an. Die Zelle mit dem Dendrit zusammen ist 0,13 mm lang, gehört deswegen zu den kurzen Zellen. Solche Ganglienzellen finden sich in allen Gegenden der unteren Pinealwand in großer Anzahl. Die Abweichungen von dieser Form äußern sich meistens dadurch, daß die Grenze zwischen dem Zellkörper und dem Dendriten sich ganz verwischt und die Zelle dadurch eine lange spindelartige Gestalt erhält. Der zugespitzte Anfangskegel des Nervenfortsatzes ist die am wenigsten veränderliche Partie der Ganglienzelle, und bei Zellen von dieser Art ist er immer vorhanden. Die Endausbreitung des Dendriten zeichnet sich im Vergleich mit den folgenden Formen durch ihre lockere Zusammensetzung aus und durch ihre schwach ausgesprochene Tendenz, Endplatten oder Endblättchen zu bilden.

Die Abbildung 2 (Taf. I) zeigt eine andre Form der einfachen kurzen bipolaren Ganglienzelle. Der Körper ist auch bei dieser Zelle birnförmig mit spitzem Anfangskegel des Nervenfortsatzes, welcher hier in der Form eines stark varikösen Fadens sichtbar ist. Der Zellkörper hat hier schon weniger reguläre Konturen als bei der zuerst beschriebenen Ganglienzelle. Der Dendrit wird vom Zellkörper durch einen verjüngten Abschnitt abgegrenzt und dazu noch geknickt. Darauf läuft er zuerst bogenförmig nach der Seite und schließlich fast gerade bis zur Endigungsstelle. Er stellt keine glatte Faser dar, sondern wird mit Verdickungen versehen, bis er sich endlich in die Endäste spaltet. Die Länge des Dendriten ist bei dieser Zelle ebenso wie bei der ersten fünfmaf so groß wie die Länge des Zellkörpers.

Die Endverzweigung hat hier ein etwas andres Aussehen, obgleich sie auf den ersten Blick genau wie die vorherige zu sein scheint. Man hat aber hier nicht Endfasern wie im ersten Fall, sondern geknickte Endästchen, welche aus sich miteinander verbindenden Blättchen und Plättchen bestehen. Der Unterschied zwischen dem Endbäumchen der ersten und demjenigen der zweiten Zelle ist so groß, wie zwischen einem blattlosen und einem beblätterten Baum. Das Endbäumchen besteht hier aus zwei Teilen, entsprechend den beiden primären Endästchen,

und ein Teil liegt höher in der faserigen Schicht als ein anderer. Beide Teile bilden jedoch ein einziges Endbäumchen zum Unterschied von der folgenden Form, welche mit zwei getrennten Endbäumchen versehen ist.

Beide beschriebenen Zellformen mit dem einzigen Endbäumchen sind fast gleich zahlreich, können aber immer so deutlich voneinander unterschieden werden, daß sie als wirkliche Strukturtypen betrachtet werden können.

Auf zwei weiteren Abbildungen (Fig. 3 und 4, Taf. I) von Ganglienzellen des Pinealorgans kann man außer dem typischen Bilde der Zellen noch Variationen des Zellkörpers sehen, welcher bei dieser Art der Ganglienzellen noch mehr als bei einfacheren Formen variiert. Beide Zellen haben auch ein gemeinsames Merkmal, welches darin besteht, daß sich ihr Dendrit in zwei divergierende Zweige spaltet. Jeder Zweig bildet ein gesondertes Endbäumchen. Man kann also nach diesem Merkmal diese beiden Zellen als die biterminalen Ganglienzellen bezeichnen, während die Zellen mit einem Endbäumchen uniterminal sind.

Eine von den abgebildeten biterminalen Zellen (Fig. 3, Taf. I) besitzt einen spindelförmigen Körper mit einem ovalen Kern. Der Anfangskegel des Nervenfortsatzes ist hier gar nicht ausgebildet, statt dessen wandelt sich das entsprechende Zellende in eine Nervenfaser nur ganz allmählich um und biegt sich dabei wellenförmig. Ebenso allmählich wandelt sich das gegenüberliegende Ende des Zellkörpers in den fast spiralartig verlaufenden dicken Dendrit um, welcher sich an seinem Ende in zwei dicke sekundäre Endzweige teilt. Diese Zweige sind in ihren proximalen Abschnitten frei von Endästen, die distalen Abschnitte sind aber mit feinsten und sich wieder verästelnden, an den Enden knopfartig verdickten Endästchen versehen. Durch diese Endästchen wird ein kompaktes Endbäumchen gebildet, dessen Bestandteile sich mit denjenigen andrer Endbäumchen derselben Zelle nicht berühren. Eine solche biterminale Ganglienzelle hat also zwei getrennte Innervationsgebiete in der unteren Pinealwand, wo man sie meistens im Randgebiet oder an der Grenze desselben mit dem centralen Gebiet findet.

Eine zweite Abart der biterminalen Ganglienzelle ist auf der Fig. 4 (Taf. I) abgebildet. Der Zellkörper ist mit seiner Längsachse senkrecht zur unteren Fläche des Pinealorgans gestellt, deswegen sind die Anfangstücke der beiden Fortsätze nicht deutlich sichtbar. Der Nervenfortsatz entspringt wie ein äußerst feiner und glatter Faden, welcher

nur im weiten Abstand von der Zelle varikös wird. Nun entspringt vom Nervenfortsatz noch ein andrer, ebenfalls glatter Faden, welchen ich weiter nicht verfolgen konnte; er läuft aber im Verhältnis zum Nervenfortsatz in entgegengesetzter Richtung. Ich glaube, daß wir hier einen collateralen Ast des Nervenfortsatzes haben, wie bei vielen Nervenzellen des centralen Nervensystems der Wirbeltiere.

Der Dendrit ist an zwei Stellen verdickt; die erste Verdickung liegt unweit vom Zellkörper die zweite ist eine Endverdickung, welche fast die Dicke des Zellkörpers erreicht und sich in zwei in entgegengesetzter Richtung verlaufende Endzweige fortsetzt. Zum Unterschied von der soeben beschriebenen biterminalen Ganglienzelle sind hier beide Endzweige dünn und spalten sich (eine schon unweit von der Teilungstelle) in weitere lange Endästchen, welche mit kugeligen Varikositäten und Endknöpfchen besetzt sind. Die beiden Endstämmchen haben bei dieser Zelle lockereren Bau als bei den ersten biterminalen Zellen, sie sind aber auch hier voneinander isoliert. Auch diese Zelle hat also zwei Innervationsgebiete des Pinealorgans.

Die biterminalen Ganglienzellen können auch einen birnförmigen Zellkörper haben, ebenso wie bei ihnen verschiedene Variationen der Endbäumchen vorkommen. Als Hauptmerkmale dieser Zellen bleibt also nur die Spaltung des Dendrits in beide Endzweige und das Vorhandensein der beiden isolierten Endbäumchen.

Weiter folgen die Abbildungen der tripolaren Ganglienzellen (Fig. 5 und 6, Taf. I). Sie besitzen einen Nervenfortsatz und zwei Dendriten. Die seltene Art solcher Ganglienzellen ist auf der Fig. 5 (Taf. I) abgebildet. Der Zellkörper hat unregelmäßige Gestalt, der Nervenfortsatz beginnt vom verlängerten und noch abgerundeten Körperende ganz plötzlich, ohne die Bildung eines wahren Anfangskegels. Einer von den Dendriten bildet die Fortsetzung des gegenüberliegenden Körperendes, ein andrer entspringt von der Seitenfläche der Zelle hinter dem Kern. Beide Dendrite divergieren in ihren proximalen Abschnitten voneinander, um später sich umbiegend nach einer Richtung zu verlaufen und ihre Endbäumchen an derselben Stelle zu bilden. Der Verlauf der Dendrite ist unregelmäßig, es treten starke Knickungen und halbkreisförmige Umbiegungen auf.

Die Art der Bildung der Endästchen ist derjenigen der ersten von mir oben beschriebenen uniterminalen Ganglienzelle ähnlich. Aus diesem Grunde sieht das Endbäumchen wie eine lockere Gruppe von Endästchen aus, obgleich es durch die Verzweigungen beider Dendrite gebildet worden ist.

Ich will nur hinsichtlich der in verschiedener Weise zusammengesetzten Endbäumchen der Ganglienzellen des Pinealorgans einen Gedanken wiederholen, welchen ich in meiner Arbeit über die Nervenendigungen an den Sinushaaren des Rindes einmal schon ausgesprochen hatte. Ich sehe nämlich keinen Grund, die Varianten der Endbäumchen für sekundäre Erscheinungen, wie z. B. die Form der Pigmentzellen, zu halten. Jetzt noch mehr als früher können wir glauben, daß die Mannigfaltigkeit der Reflexe im Nervensystem durch die komplizierteste morphologische Grundlage bedingt wird. Vielleicht werden alle Variationen der Endbäumchen ihren physiologischen Sinn erst mit der Entdeckung des Wesens des Nervenstroms erhalten, aber für die Morphologie ist nach meiner Meinung immer noch die Notwendigkeit vorhanden, die Mannigfaltigkeit der Bauelemente des Nervensystems nachdrücklich zu betonen.

Von diesem Standpunkt ist auch die zweite, ebenfalls seltene Abart der Ganglienzelle interessant, welche in der Fig. 6 (Taf. I) abgebildet ist. Die Zelle ist wieder tripolar. Der Zellkörper besteht nur aus dem Teil mit dem Kern und aus dem Anfangskegel des Nervenfortsatzes. Von dem kernhaltigen Teil entspringen beide Dendrite, welche in entgegengesetzten Richtungen verlaufen und von denen einer sich wieder in zwei dicke Endzweige spaltet. Eine solche (triterminale) Ganglienzelle bildet drei isolierte Endbäumchen, welche aber nicht zu zahlreich mit Endästchen versehen sind. Die beiden Dendriten sind ungleichartig gestaltet und von ungleicher Größe. Auch bei dieser Zellart läßt sich die Tatsache bemerken, daß der größere Dendrit nicht direkt sein Endgebiet erreicht, sondern vielfache Biegungen und Knickungen erfährt, ehe er in die Endästchen zerfällt. Dabei bewahrt er nicht die gleichmäßige Dicke, sondern ist mit spindelförmigen Verdickungen versehen.

Beide letztbeschriebenen Ganglienzellenabarten finden sich nur im Randgebiet der unteren Pinealwand. Sie gehören, wie die übrigen oben angegebenen uniterminalen Zellen zu den kurzen Zellen. Es ist bemerkenswert, daß alle diese Zellen ungefähr in gleichen Grenzen ihrer Größe nach wechseln, aber selbstverständlich kommen manchmal auch längere Formen derselben vor. Andre Zellarten bewahren aber ihre Größenverhältnisse, und wenn sich auch lange tripolare Zellen finden, unterscheiden sie sich von den kurzen durch einige Merkmale, wie es die Fig. 17 (Taf. III) deutlich zeigt.

Bei dieser tripolaren Zelle (Fig. 17) ist der Zellkörper nicht größer als bei kurzen Zellen. Er ist spindelförmig. Der Nervenfortsatz ent-

springt an der Seitenfläche des Körpers, ohne einen Anfangskegel zu bilden. Das Anfangsstück des Nervenfortsatzes ist jedoch ein wenig verdickt, aber gleich darauf verjüngt es sich in äußerstem Maße, um sich weiter in den gleichmäßig dicken, mit seltenen spindelförmigen Varikositäten besetzten Faden umzuwandeln. Dabei wird der Anfangsteil geknickt und darauf bogenförmig.

Die beiden Dendriten sind unmittelbare Fortsetzungen des Zellkörpers und verlaufen in entgegengesetzten Richtungen nach verschiedenen Gebieten der unteren Pinealwand unter mehrfachen Knickungen und Biegungen. Sie werden in ihren mittleren Abschnitten dünner, aber weiter distalwärts verdicken sie sich wieder und laufen in lange spärliche Endzweige aus, welche mit Endplatten und Endverdickungen versehen sind. Auch in den mittleren Abschnitten sind spärliche kurze Endästchen bemerkbar. Ich möchte sagen, daß in der Gestalt derartiger Zellen sich die Neigung der Zelle äußert, ihre Endbäumchen möglichst weit voneinander zu entfernen und die möglichst weit voneinander abstehenden Gebiete der unteren Pinealwand zu innervieren. Derartige Ganglienzellen treten in einer beschränkten Menge in der centralen Partie des Pinealorgans auf.

Die folgende Abart der Ganglienzelle (Fig. 18, Taf. III) unterscheidet sich von der vorigen dadurch, daß der Nervenfortsatz nicht von der verdickten Partie des spindelförmigen Zellkörpers entsteht, sondern scheinbar von einem Dendriten stammt. Man kann aber die Sache sich auch in solcher Weise vorstellen, daß hier ein Ende des Körpers in einem Fortsatz ausgezogen ist, von welchem einerseits der Nervenfortsatz, anderseits der Dendrit entspringt. Ich sehe in seltenen Fällen solche Entstehungsweise des Nervenfortsatzes auch bei anderen Abarten der Ganglienzellen des Pinealorgans.

Beide Dendriten unterscheiden sich wenig von denen der soeben beschriebenen langen tripolaren Zelle, sie sind nur nicht an ihren Endabschnitten verdickt. Die Endzweige ihrer Endbäumchen divergieren so, daß sich längliche Endverzweigungen bilden, welche aus spärlichen Endästchen bestehen und mit einer geringen Menge von Endplättchen versehen werden.

Auch diese Ganglienzellen sind nicht zahlreich und liegen meistens im centralen Gebiet der unteren Pinealwand. Bei vollständiger Färbung der Nervenelemente des Pinealorgans gelingt es meistens im Gewirr aller hier vorhandenen Nervenfasern nicht, die langen Dendriten solcher Ganglienzellen zu verfolgen. Es kommen aber Fälle vor, in welchen derartige lange Ganglienzellen bei nicht intensiver Färbung

des Präparats doch genügend gefärbt, und fast isoliert an dem Präparat sichtbar sind. Aus diesem Grund kann die wirkliche Menge langer Ganglienzellen nicht bestimmt werden. Ich muß aber gleich bemerken, daß, obgleich die Zellkörper solcher Zellarten im centralen Gebiet liegen, ihre Endbäumchen dem Randgebiet angehören. Es gibt aber eine andere Ganglienzellengruppe, welche nach meinen Beobachtungen die spezielle Aufgabe hat, das centrale Gebiet mit ihren Endverzweigungen zu versorgen. Diesen Typus möchte ich als diffuse bipolare Ganglienzelle bezeichnen. Ihre Abbildung ist auf der Fig. 20 (Taf. III) zu sehen.

Der Körper dieser Zelle scheint retortenförmig zu sein. Der Nervenfortsatz geht von der unteren (am Präparat nach oben gerichteten) Fläche des Körpers aus. Der einzige mächtige Dendrit verläuft bogenförmig und in solcher Weise, daß seine Verästelungen hauptsächlich dem centralen Gebiet des Pinealorgans angehören.

Der bogenförmige Dendrit biegt sich wellenförmig und bildet kein Endbäumchen, sonder entsendet in seinem Verlauf einzelne Endzweige, welche isoliert voneinander sich verteilen und mit großen Varikositäten versehen sind. In diesen Varikositäten sieht man lockere Neurofibrillen in der Peripherie der Verdickung, während im Innern der Verdickung nur sich hell färbendes oder sogar nicht gefärbtes Neuroplasma bleibt. Derartige Zellen nehmen ein größeres Innervationsgebiet ein, dabei kann z. B. ihr Körper links vom Atrium liegen, während die Endverzweigungen des Dendrits sich rechts vom Atrium verteilen. Auch diese Zellen sind nicht besonders zahlreich, und aus diesem Grund kann ich behaupten, daß das Randgebiet im allgemeinen reichlicher mit Endverzweigungen versorgt wird als das centrale Gebiet der unteren Pinealwand, und die Ganglienzellen des Randgebietes sind verschiedenartiger gestaltet als die Ganglienzellen des centralen Gebiets.

Ausschließlich im Randgebiet kommen die tangentiellen Ganglienzellen (Fig. 19, Taf. III) vor, welche den kurzen Ganglienzellen angehören. Die von mir abgebildete Ganglienzelle hat einen birnenförmigen Zellkörper mit verdicktem und langem Anfangsteil des Nervenfortsatzes. Letzterer verläuft anfangs ebenfalls wie der Zellkörper parallel dem Rand des Pinealorganes, im weiteren Verlauf biegt er sich in der Richtung nach dem Atrium um. Die Zelle ist tripolar. Einer der Dendriten verläuft vorläufig auf kurzen Abstand vom Zellkörper parallel dem Rand des Pinealorgans, ein anderer geht in die obere Wand des Pinealorgans hinein. Der erste Dendrit bildet an seinem

Ende ein Endbäumchen mit spärlichen Endästchen, der zweite Dendrit endigt in der oberen Wand des Pinealorgans mit einigen abgeplatteten formlosen Endzweigen.

Es sind auch bipolare Randzellen vorhanden oder tripolare Zellen, bei welchen aber die Dendriten in die obere Pinealwand nicht eindringen, sondern nur im Randgebiet der unteren Pinealwand bleiben. Sie alle unterscheiden sich von den übrigen Formen der Ganglienzellen dadurch, daß die Dendriten und manchmal der Zellkörper parallel dem Rand des Pinealorgans verlaufen. Da sie im Totalpräparat tiefer als alle übrigen Ganglienzellen liegen, und da am Rande immer die Sinneszellen sehr intensiv gefärbt werden, lassen sich die Formen der tangentiellen Ganglienzellen nicht immer bequem studieren. Es kann sein, daß unter ihnen noch weitere Varianten zu finden sind.

Alle diese Abarten der Ganglienzellen scheinen beim erwachsenen Tier vollständig und endgültig differenziert. Ich konnte unter ihnen keine Formen sehen, welche als embryonale gedeutet werden könnten. Ich glaube deswegen, daß auch folgende, recht seltene Abart der Ganglienzelle auch eine endgültig differenzierte Ganglienzelle darstellt (Fig. 21, Taf. III), obgleich ihr Aussehen äußerst ungewöhnlich ist. Es handelt sich um eine tripolare Zelle, welche ich bei der vorzüglichen Färbung in einem Präparat gefunden hatte. Der Zellkörper ist normal gestaltet und der Nervenfortsatz entspringt mit einem gut ausgebildeten Anfangskegel. Einen der beiden Dendriten konnte ich nicht bis Ende verfolgen, nach seinem Anfangsstück zu deuten, sollte er mit einem Endbäumchen endigen. Ein andrer Dendrit hat eine keulenartige Gestalt. Er ist abgeplattet, sein Endstück verbreitet sich und trägt an seinem Rande knopfförmige und zungenförmige Ästchen, welche wie Bläschen dem Rand anliegen. Außerdem wird noch ein Endzweig nach oben entsendet, welcher sich in kurze Endästchen teilt.

Dank allen beschriebenen Beobachtungen über die Form der Ganglienzellen des Pinealorgans kann ich jetzt sagen, daß in diesem Organ eine ganze Fülle verschiedener Formen von Ganglienzellen vorhanden ist; diese Formen lassen sich schon bei älteren Ammocoeten sehen. Die Ganglienzellen im Pinealorgan unterscheiden sich durch diese Mannigfaltigkeit der Formen ganz bestimmt von den retinalen Ganglienzellen der lateralen Augen der Wirbeltiere. Während in den lateralen Augen die Ganglienzellen untereinander meistens ganz gleichförmig sind, sind im Pinealorgan des *Petromyzon* keine zwei ganz gleichen Ganglienzellen zu sehen.

Man könnte mir mit vollem Rechte einwenden, daß die retinalen

Ganglienzellen der lateralen Augen bei *Petromyzon* noch von niemandem mit Hilfe spezifischer Methoden untersucht worden sind. Um auch in dieses Gebiet Klarheit zu bringen, habe ich die Netzhaut der lateralen Augen mit der Methylenblaumethode untersucht und dabei gefunden, daß der Bau der Retina bei diesem Tier demjenigen bei Selachier ähnlich ist. Die retinalen Ganglienzellen haben auch bei Petromyzon keine Ähnlichkeit mit den Ganglienzellen des Pinealorganes. Unter den Nervenzellen des Nervensystems bei *Petromyzon* bilden, soviel ich sie bei meinen Untersuchungen sehen konnte, die pinealen Ganglienzellen eine ganz selbständige Gruppe und unterscheiden sich durch ihre morphologischen Merkmale scharf von Zellen des Nervensystems. In keiner Variante ihres äußeren Aussehens ähneln sie den Ganglienzellen der lateralen Augen. Ich glaube nicht, daß jemand jetzt, nach meiner Darstellung der äußeren Form der pinealen Ganglienzellen, die retinalen Ganglienzellen nur dank dem Vorhandensein des Nervenfortsatzes für ähnlich halten wird, welcher in den Pinealnerven wie die retinalen Fasern in den N. opticus verläuft. Diese Beziehungen sprechen nur dafür, daß beide Zellarten physiologisch vielleicht nahe verwandt sind, morphologisch aber diesem Merkmal kaum ein Wert zugeschrieben werden kann, da alle andern Merkmale gar nicht identisch sind und gerade bei den retinalen Ganglienzellen der Anfangskegel des Nervenfortsatzes nicht ausgebildet ist. Ich hatte persönlich Hunderte von Präparaten der Netzhaut des Pferdes mit der Methylenblaufärbung studiert und einen richtigen Anfangskegel des Nervenfortsatzes niemals gesehen. Gerade bei den pinealen Ganglienzellen ist der Anfangskegel in den meisten Fällen gut differenziert. Die Art der Dendritenbildung und die Verteilung derselben ist bei beiden Ganglienzellen ganz verschieden. Bei den retinalen Ganglienzellen sind die Endbäumchen eigentlich nicht vorhanden. In dieser Beziehung sind die pinealen Ganglienzellen auch den Nervenzellen des centralen Nervensystems bei *Petromyzon* nicht ähnlich. Den letzteren fehlen die so gut differenzierten Endbäumchen, die Endverästelungen haben mehr diffusen Bau. Nach dem Vergleich mit den von mir ebenfalls mit Methylenblau untersuchten Nervenelementen des Rückenmarkes und des Gehirns bei *Ammocoetes* bin ich zu dem Schluß gekommen, daß die pinealen Ganglienzellen mehr den peripherischen Ganglienzellen ähnlich sind, also man muß sie als den spinalen Ganglienzellen nahe verwandte Elemente betrachten. Die pinealen Endbäumchen sehen genau so aus, wie die peripherischen baumförmigen Endigungen der peripheren Fasern der spinalen Ganglienzellen der Wirbeltiere. Die Bipolarität besteht

bei den pinealen Ganglienzellen in mehr als der Hälfte ihrer Anzahl. Die Tripolarität schadet diesem Vergleich nicht, da die multipolaren spinalen Ganglienzellen gar nicht selten sind.

Ich kann aber nicht unerwähnt lassen, daß auch zwischen den retinalen Ganglienzellen bipolare Ganglienzellen vorhanden sind, so daß aus einer Betrachtung der pinealen Ganglienzellen ohne Zusammenhang mit den Sinneszellen noch keine bestimmten Schlußfolgerungen gezogen werden können. Ich gehe deshalb zur Beschreibung der Sinneszellen des Pinealorgans über.

In den Methylenblaupräparaten finde ich Sinneszellen des Pinealorgans von zwei Arten (Fig. 22 und 31, Taf. III und IV) Der Zellkörper ist im allgemeinen bei allen Zellen gleichartig ausgebildet, sein unteres Ende ist bei den meisten Zellen unmittelbar unter der Zelle (Fig. 31) in Endäste zerspalten; bei andern, aber weniger zahlreichen Zellen biegt sich das untere Ende (Fig. 29, Taf. IV) der Zelle in die Faserschicht und verläuft in ihr parallel der unteren Fläche des Pinealorgans. Bei beiden Zellarten ist dabei das untere Ende der Zelle in einen Faden ausgezogen, welchen ich den centralen Fortsatz der Sinneszelle nennen will. Ein andrer Fortsatz, welcher zum inneren Hohlraum des Pinealorgans zieht, ist der periphere Fortsatz.

Im centralen Gebiet der unteren Pinealwand neben dem Atrium oder der medianen Rinne finden sich die längsten Sinneszellen (bis 0,09 mm), während in der hinteren Wand über dem Atrium und überhaupt in dem Randgebiet die Sinneszellen allmählich kürzer werden: die kürzesten liegen ganz am Rande der Endblase. Der Zellkörper ist bei den langen Zellen meistens kurz spindelförmig, bei den kurzen Sinneszellen sieht er birnförmig aus. Der centrale Fortsatz ist bei langen Zellen sehr oft schlank, in andern Fällen bildet er die sich allmählich verschmälernde Fortsetzung des Zellkörpers; die kurzen Zellen besitzen meistens einen sich breit ansetzenden Fortsatz, welcher vom Zellkörper nicht scharf abgegrenzt wird. Das obere Ende des centralen Fortsatzes tritt in die Höhle der Endblase und wandelt sich in eine abgerundete, knopfförmige Anschwellung, welche sich mit Methylenblau metachromatisch violett färbt.

In der Regel sitzt an jedem Endstück eine gekörnte und verschiedenartig gestaltete Endkappe, welche sich manchmal am oberen Pol, manchmal aber seitlich befindet. Sie färbt sich sehr intensiv mit Methylenblau mit etwas grünlicher Nuance. An der seitlichen Fläche des Endstückes ziehen feinste blaue Fibrillen, welche nach unten sich in Neurofibrillen fortsetzen.

Die Bestandteile des centralen Fortsatzes wurden schon von mehreren Forschern untersucht und man kann die Bilder, welche die Methylenblaufärbung gibt, mit den Beschreibungen andrer Untersucher vergleichen. Schon Owsjannikow, welcher zuerst die Endstücke beschrieben hat, bemerkte ihre Zartheit. Er beschreibt die Endstücke als homogene glänzende Stäbchen, welche abgerundet und manchmal abgeflacht sind, und sagt dabei: »Andre Formen, die ich angetroffen habe, werden wohl durch Zerrung entstanden sein und ich sehe sie als Kunstprodukt an«. Andre Untersucher bis auf die Arbeiten von Studnicka hatten zu dieser Beschreibung gar nichts Neues beigebracht, und Leydig hatte sogar das Endstück als Secretfaden ganz falsch bezeichnet.

Nach Studnicka hat das Endstück der Sinneszelle einen festen Kern in ihrem Innern und ist an seiner Oberfläche von einer mehrschichtigen, dünnen und nur nach Flemmingscher Fixation deutlich erkennbaren, feinen Membran überzogen. Mittelst besonderer plasmatischer Fädchen steht es mit den Pellucidazellen im Zusammenhang. Bei *P. fluviatilis* hängen die Endstücke mit dem im Innern des Organs sich befindenden umfangreichen Syncytium zusammen, und jene Zellen, die sich ganz am Rande des Pinealorgans befinden, gehen in besondere, aus feinem, gekörntem Protoplasma bestehende, hier und da anastomosierende Plasmastränge über, welche ein Netz im Lumen des Organs bilden und sich mit der Pellucida verbinden. Dendy bestreitet die Angaben von Studnicka über das Vorhandensein des festeren Kerns im Innern des Endstückes. Bei *Geotria* sollen die Endstücke (The end-knobs of the rod) vollkommen homogen sein. Dendy vermutet sogar, daß Studnicka den proximalen Abschnitt des Aufhängefadens dem Endstück zugezählt hat.

Nach Untersuchung der mit verschiedenen Reagentien fixierten Pinealorgane konnte ich mich überzeugen, daß die Angaben von Studnicka richtiger als diejenigen von Dendy sind, aber daß sie die Eigentümlichkeiten der Bauweise der Endstücke noch nicht erschöpfen können. Ich bin auch zu dem Schluß gelangt, daß die Flemmingsche Flüssigkeit sich am besten für die Erhaltung normaler Form der Endstücke eignet, aber ich finde dabei, daß sie die Endstücke nicht nur gut fixiert, sondern auch färben kann. Am besten wird diese Färbung am Pinealorgan bei *Ammocoetes* hervorgerufen (Textfig. 5 und Fig. 47, Taf. V).

Wie schon oben von mir angegeben wurde, berühren die unteren Enden der Pellucidazellen, wenn das Präparat mit Osmiumsäure behandelt worden ist, die Endstücke der Sinneszellen der unteren

Pinealwand so, daß hier fast kein Hohlraum im Innern der Endblase sichtbar ist. Auf solchen Präparaten sieht man aber die zwischen den Endstücken und den Pellucidazellen verlaufenden Verbindungsfäden gar nicht, man findet keine Gebilde, welche den körnigen Kappen der Methylenblaupräparate entsprechen könnten. Die Endstücke aber sind an solchen Präparaten aus einem innern Kern, welcher genau so aussieht wie der Zellkörper oder der centrale Fortsatz, und einer dunkelgelben oder braunen mehrschichtigen Membran zusammengesetzt.

Auch beim erwachsenen Tier kann man bei prolongierter Wirkung der osmiumsäurehaltigen Gemische genau dieselbe Färbung der Membran erzielen, sonst aber, besonders an den mit den Gemischen von Meves oder von Duesberg behandelten Präparaten, tritt die Färbung nicht deutlich auf, statt dessen wird die feinere Struktur des Endstückes noch besser erkennbar.

Schon bei *Ammocoetes* kann man, gegen Studnicka, die färbbare Membran nach meinen Beobachtungen nicht als dünn bezeichnen, beim erwachsenen Tier ist sie ganz beträchtlich dick. Der innere Kern ist aus feinkörnigem Protoplasma gebildet und wird im Stiel des Endstücks von einer deutlich sich von ihm abhebenden Hülle (Fig. 49, Taf. V) umgeben. Im oberen Teil des Endstückes entfaltet sich die Hülle in der Form eines Hutes, welcher aus zahlreichen ungemein feinen Lamellen zusammengesetzt wird.

Die Lamellen können konzentrisch oder fächerförmig angeordnet werden. Das ganze System ist von außen mit einer stärkeren Membran umgeben, welche meistens auf den Stiel des Endstücks nicht übergeht. Die Zwischenräume der Lamellen werden mit einer homogenen, schwach sich färbenden Masse ausgefüllt (Fig. 49, Taf. V).

Bei *Ammocoetes* hat die Hülle die Bedeutung einer äußeren Schicht des Endstückes. Beim erwachsenen Tier sieht die mehrschichtige Membran eher als ein Anhängsel des Endstücks (Fig. 49, Taf. V) aus. Sie bildet nämlich an der seitlichen Fläche des Endstücks eine ganz dünne Schicht, welche sich über dem Endstück in eine ganze Menge feinster konzentrischer Lamellen spaltet, welche in ihrer Gesamtheit ein zweites Endstück darstellen, da sich zwischen den Lamellen homogene Substanz befindet, welche sehr empfindlich gegen Wirkung von Reagentien ist und sich in andrer Weise als das untere Endstück färben läßt. In einigen Endstücken werden die Lamellen fächerartig angeordnet, wobei der körnige Teil des Endstückes den Handgriff des Fächers bildet. Eine ganze Reihe von Reagentien ändert dieses Aussehen des Endstücks, welches nach meinen Beobachtungen aus zwei

Teilen besteht. ZENKER-Formol-Osmiummischung liefert Bilder, welche denjenigen nach der FLEMMINGschen Flüssigkeit sehr ähnlich sind, aber die Sonderung des Endstückes in zwei Teile noch deutlicher hervortreten läßt.

Die beiden Fixierungsflüssigkeiten geben auch sonst so gute Erhaltung der Gesamtform und der einzelnen Elemente des Pinealorgans, daß ich gar nicht bezweifeln kann, daß nach ihrer Anwendung das sichtbare Verhalten der Endstücke der Wirklichkeit am meisten entspricht. Die Struktur der Endstücke bei *P. fluviatilis* ist also komplizierter, als von andern Autoren angegeben wurde. Am richtigsten hat die Struktur STUDNICKA aufgefaßt, aber ich glaube, daß seine Beschreibung sich hauptsächlich auf die Untersuchung des Pinealorgans bei *Ammocoetes* gründet. Bei älteren Ammocoeten finde auch ich, daß die mehrschichtige Membran sich nicht vom körnigen Endstück abgrenzt, aber gleichzeitig konnte ich auch feststellen, daß diese Membran oberhalb des körnigen Teils dicker ist als an den seitlichen Flächen desselben. Die Osmiumfärbung der Membran ist von derselben Nüance als auf den gleichen Querschnitten die Färbung der Lipoidkörner in den Arachnoidazellen und erreicht niemals die intensive schwarze Färbung der Fettzellen. Die Versuche, eine spezifische Färbung von Lipoiden des Endstücks zu erzielen, lieferten mir keine genügend guten Ergebnisse, da alle für diese Färbung anempfohlenen Gemische die Vergrößerung des Hohlraums der Endblase hervorrufen und die Endstücke verzerren.

Ich werde beide Teile des Endstücks der Sinneszelle beim erwachsenen *P. fluviatilis* als Stiel und Endknopf bezeichnen. Die andern Untersucher hatten je nach der Fixationsmethode bald dieses bald jenes Gebilde gesehen und beschrieben. Die Osmiumsäure ausgeschlossen, üben andre Säuren auf den Endknopf eine meist auflösende Wirkung. Wenn das Präparat mit Alkohol-Essigsäure oder mit 1%iger Chromsäure oder mit gesättigter wässeriger Pikrinsäurelösung behandelt wird, vergrößert sich der Binnenraum der Endblase, welche dabei kugelige Form annimmt. Die Pellucidafasern, welche zu den Endknöpfen gelangen, werden dadurch ausgezogen und ziehen die Endstücke mit in die Höhe. Der Endknopf wird teils geschrumpft, teils aber aufgelöst, die Stiele sind ganz enorm verlängert und dünn. Man könnte sagen, daß die Substanzen des Endknopfs sich nicht nur auflösen, sondern dabei auch im Binnenraum der Endblase ganz beträchtlich quellen, und daß durch ihre Quellung der Binnenraum der Endblase vergrößert wird. Eine ähnliche Wirkung hat die MERKELsche Flüssigkeit.

In Sublimat und Sublimatgemischen erhält sich der Endknopf, nur wird er gewöhnlich geschrumpft und wenig färbbar. Die sauren Sublimatgemische (Sublimat und Essigsäure) wirken ebenso wie die Chromsäure, der Binnenraum wird vergrößert und die Endstücke werden durch die Fasern der Pellucida teilweise über die Norm verlängert, teilweise von den Sinneszellen abgerissen und ins Innere des Hohlraumes mitgezogen. Wenn man die Bilder nach den MEVESschen oder FLEMMINGschen Flüssigkeiten als normale betrachten kann, sind die Ergebnisse meiner Beobachtungen an den nicht vital gefärbten Querschnitten ziemlich in gutem Einklang mit dem, was die Methylenblaupräparate liefern. Ich muß dabei betonen, daß die Methylenblaupräparate nach der Fixation mit Ammonium molybdaenicum ganz ebenso wie im vital gefärbten Zustand aussehen. Ich habe deswegen keine Veranlassung zu denken, daß die Methylenblaulösung den Bau des Endknopfs schon im vitalen Zustand verändert. Ich möchte lieber glauben, daß diejenigen Bestandteile, welche sich bei der Osmiumbehandlung lammellenartig ausscheiden, bei der Fixation mit Molybdaenammoniumlösung sich aus dem Endknopf entfernen und daß dabei nur die homogene Grundsubstanz des Endstückes bleibt, die sich mit Methylenblau metachromatisch färbt. Aber auch nach einigen Fixationsgemischen (MEVESsche Flüssigkeit, ZENKER-Formol-Osmium, Flüssigkeit von JOHNSTON), welche die lamelläre Struktur des Endknopfs nicht erhalten, sieht der Endknopf homogen aus, wie DENDY auf seinen Präparaten von *Geotria* gesehen hat, und färbt sich, nach meinen Untersuchungen, meistens anders als der Stiel und der Körper der Sinneszelle (gelb nach MALLORY, rein grün nach Safranin-Lichtgrün usw.).

Von diesem Gesichtspunkt aus erscheinen die Bilder, welche nicht nur den homogenen Endknopf, sondern auch den verdickten körnigen Stiel zeigen, wie es nach der Fixation mit ZENKER-Formol-Osmium der Fall ist, nicht ganz normal. Nach Alkohol-Formol sind auch nur die verdickten körnigen Stiele sichtbar, der homogene Endknopf ist vollkommen zusammengeschrumpft und in den netzförmigen Inhalt des Binnenraumes hineingezogen. Sublimat, Formol und Alkohol rufen eine Verdickung des Stieles hervor.

Es bleibt mir jetzt nur die Bedeutung der körnigen blauen Kappe des Endknopfes, welche an Methylenblaupräparaten den Sinneszellen niemals fehlt, aufzuklären.

Die Aufhängefasern der Pellucidazellen waren zuerst von STUDNIČKA (33) angegeben, welcher ihre unteren Enden bis zu den Endknöpfen der Sinneszellen verfolgte. Sie müssen sich nach seinen Vor-

stellungen an die Endstücke unmittelbar ansetzen oder halbkugelförmige Kappen um den Endknopf bilden. In ähnlicher Weise sind diese Endkappen von Dendy beschrieben, welcher in seinen Zeichnungen abgebildet hat, daß das untere Ende der Faser sich unter allmählicher Verbreitung in die Endkappe umwandelt. Studnička zeichnet die Fasern bis an den Endknopf gleichmäßig dünn.

An meinen Präparaten, welche mit Sublimat oder Alkohol-Formol fixiert wurden, sind die Aufhängefasern meistens sehr gut sichtbar. Sie sehen dann wirklich so aus, wie die Fasern bei *Geotria* und dabei färbt sich nicht selten die Endkappe anders als die übrige Faser. Da an solchen Präparaten die Aufhängefasern stark ausgedehnt sind, sind auch die Endkappen hoch (Fig. 52, Taf. V) und manchmal von den Sinneszellen abgetrennt.

In Präparaten, welche mit Osmiumsäuregemischen fixiert sind, sind die Aufhängefasern ganz kurz, da die untern Enden der Pellucidazellen die Endknöpfe fast unmittelbar berühren. Man muß besser sagen, daß hier lange Aufhängefasern als solche gar nicht existieren und die untere breite und kurze Fortsetzung des Zellkörpers der Pellucidazellen den Endknopf umfaßt.

Vorausgesetzt, daß die Flemmingschen Präparate am besten die wirklichen Verhältnisse der Gesamtstruktur des Pinealorgans wiedergeben, muß man die ganze Frage im Zusammenhang mit der Erscheinung der Vergrößerung des Binnenraumes der Endblase durch einige Fixationsgemische betrachten. Soviel ich diese Verhältnisse feststellen konnte, sind die Aufhängefasern nur Erzeugnisse der Vergrößerung des Binnenraumes der Endblase und stellen die stark ausgedehnten breiten Verbindungsstücke der Pellucidazellen dar. Die Aufhängefasern in der Form, wie sie von Studnička und von Dendy beschrieben worden sind, betrachte ich also als Artefacte.

Sehr oft sind die ausgedehnten, also in Fasern verwandelten Verbindungsstücke so abgerissen, daß das sich mit dem Endknopf verbindende Ende der Faser isoliert am Endknopf bleibt. Gerade diese Erscheinung scheint mir auch an Methylenblaupräparaten vorhanden. Die Molybdaenammoniumlösung veranlaßt eine Vergrößerung des Binnenraums, die Verbindungsstücke der Pellucidazellen wandeln sich in Fasern und reißen so ab, daß das untere Ende in der Form einer körnigen blauen Endkappe im Zusammenhang mit dem Endknopf bleibt. Das ist umso mehr wahrscheinlich, als die oberen abgerissenen Faserabschnitte, welche im Zusammenhang mit den Pellucidazellen bleiben, ebenso blau und körnig (Fig. 40, Taf. IV) nach

der Methylenblaufärbung sind. Dadurch erklärt sich die unregelmäßige Form und unbeständige Größe der Endkappen.

Von der Richtigkeit der angeführten Auffassung der Natur dieser Gebilde konnte ich mich auch bei der Betrachtung der Methylenblaupräparate vor der Fixierung mit Molybdaenammoniumlösung mit Hilfe der Öl-Immersion überzeugen. Es läßt sich in diesem Fall ganz deutlich erkennen, daß der Endknopf jeder Sinneszelle von der Schicht der körnigen blauen Substanz umgeben wird. Diese blaue Masse ist wohl das Verbindungsstück der entsprechenden Pellucidazelle.

Die Neurofibrillen lassen sich innerhalb der Sinneszellen sehr deutlich an den Querschnitten der mit Methylenblau gefärbten Pinealorgane beobachten. Sie verlaufen in einer nicht großen Anzahl im Körper, im centralen Fortsatz und sogar im Stiel des Endknopfes. Im Stiel spalten sie sich unterhalb des Endknopfes in noch feinere Fibrillen, welche in der Peripherie des Endknopfes verlaufen (Fig. 31, Taf. IV). Im Stiel und im centralen Fortsatz verflechten sich die Neurofibrillen, die neben dem Körper ein dichteres Geflecht bilden und sich im unteren zugespitzten Ende sammeln, wo sie sich in eine einzige Neurofibrille (bzw. Neurofibrillenbündel) verbinden.

Während an den mit Flemmingscher Lösung fixierten Präparaten die centrale Partie des Zellkörpers körnig erscheint, finde ich in den Alkohol-Formol-Präparaten die interessante Erscheinung der Vacuolisation des Protoplasmas der Sinneszellen. Vacuolisiert ist nämlich der centrale Abschnitt der Zelle oberhalb des Kerns bis zum Stiel (Fig. 51, Taf. V). Das ganze Protoplasma dieser Abschnitte sieht an den Präparaten netzförmig aus. Die Vacuolen sind von verschiedener Größe, manchmal sind sie so groß, daß der Durchmesser einer Vacuole der Dicke des Zellkörpers über dem Kern entspricht. Meistenteils sind sie jedoch winzig; die Vacuolisation kann auch auf das Gebiet des Zellkörpers oberhalb des Kerns beschränkt werden. Das Gebiet des Zellkörpers unterhalb des Kerns ist nur selten vacuolisiert.

Die erste naheliegende Annahme ist, daß es hier fetthaltige Körnchen gibt, welche durch Alkohol gelöst werden. Die Frage ist aber nicht so einfach zu beantworten, da bei andern Fixationen, welche das Fett nicht fixieren, die Vacuolen nicht sichtbar sind. Ich glaube deswegen, daß im Protoplasma der Sinneszellen spezifische Substanzen vorhanden sind, welche speziell bei Alkohol-Formol extrahiert werden. Da die Größe der Protoplasmakörnchen niemals den Umfang der größten Vacuolen erreicht, möchte ich vermuten, daß vor dem Extrahieren die

entsprechenden Körnchen erst verflüssigt werden und dadurch das Erscheinen verschieden großer Vacuolen bedingen.

Der untere Abschnitt der Sinneszelle ist so verschiedenartig gestaltet, daß ich dieser Seite meiner Untersuchungen spezielle Aufmerksamkeit widmen muß.

Das untere Ende des Zellkörpers geht entweder ganz scharf oder nur allmählich in den fadenförmigen centralen Fortsatz (Fig. 28 und 31, Taf. IV) über, welcher den Nervenfortsatz der Zelle darstellt und die Endigung in der Schicht der Endbäumchen der Ganglienzellen bildet. Im einfachsten Fall endigt der Fortsatz mit einer Endplatte (Fig. 35, Taf. IV) oder Endvarikositäten (Fig. 36, Taf. IV). Solche Zellen sehe ich wie im centralen Gebiet (Fig. 31, Taf. IV), so auch im Randgebiet (Fig. 36 und 35, Taf. IV), kurze und lange Zellen können mit solcher Endigung versehen werden. Dabei verläuft der periphere Fortsatz selten ganz geradlinig, er ist meistens geknickt und mit unregelmäßigen Verdickungen und Abplattungen versehen. Bei den Sinneszellen des Randgebiets (Fig. 35, Taf. IV) endigt manchmal der Nervenfortsatz nicht unter dem Zellkörper, sondern biegt sich in centraler Richtung um und verläuft in kurzem Abstand von der Schicht der Endbäumchen der Ganglienzellen. Weiter sind noch Formen vorhanden, welche einen verzweigten Nervenfortsatz haben (Fig. 30, Taf. IV). Die Verzweigungen sammeln sich in der Form eines Endbäumchens, dessen Ästchen mit Endplättchen und Varikositäten besetzt sind (Fig. 32, Taf. IV). Manche unter solchen Sinneszellen erinnern an die von Retzius geschilderten Zellen aus der unteren Wand des Pinealorgans bei *Ammocoetes*. Ich halte deswegen die Behauptung von Studnička (34), daß Retzius wahrscheinlich die Golgi-Färbung nur der Stützzellen gelungen ist, ebenso für unrichtig wie die Meinung von Retzius selber, daß »weder sekundäre, noch wirkliche als Sinnesnervenzellen aufzufassende Sinneszellen« sich mittelst der Golgischen Methode nachweisen lassen. Ganz im Gegenteil kann ich, vorausgesetzt die Unvollständigkeit der Bilder in den Golgi-Präparaten, alle von Retzius in der unteren Pinealwand abgebildeten schwarzen Zellen unter den an meinen Methylenblaupräparaten sichtbaren Sinneszellen wiedersehen. Es ist natürlich, daß von solchen Zellen Haematoxylinpräparate, deren sich Studnička bediente, keine Ahnung geben. Die ganze Mannigfaltigkeit der Endigungsweise des Nervenfortsatzes kann nur an totalen Methylenblaupräparaten verfolgt werden, da an den Schnitten durch das mit Methylenblau gefärbte Pinealorgan nur Bruchteile der Endigungen sichtbar sind.

Ich muß gestehen, daß die Untersuchung der Endigungen der Sinneszellen im centralen Gebiet der unteren Pinealwand mir manche Schwierigkeiten gebracht hat, da hier die Aufgabe vorliegt, die senkrecht stehenden Sinneszellen wie die Verästelungen des Nervenfortsatzes mit Hülfe der Mikrometerschraube genau zu verfolgen. Dabei sind gewöhnlich an den gut gefärbten Präparaten die Endverzweigungen der Sinneszellen durch Endbäumchen von Ganglienzellen verdeckt (Fig. 7, Taf. I). Gute Dienste haben mir gelegentlich zerdrückte Präparate geleistet, in welchen Stückchen der unteren Pinealwand in günstige Lage gerieten; aber dabei bleibt immer der Verdacht, daß man noch nicht volle Endigung vor Augen hat.

Es sind weiter Sinneszellen vorhanden, welche am Ende ihres centralen Fortsatzes mit einer großen sternförmigen Platte (Fig. 31, Taf. IV) versehen sind, welche das Aussehen hat, als ob sie durch Verschmelzung verzweigter Endigungen entstanden ist.

An Sinneszellen mit einer guten Neurofibrillenfärbung konnte ich mich überzeugen, daß die Neurofibrillen aus dem unteren Körperende in alle Verzweigungen des Nervenfortsatzes hineindringen (Fig. 31, *III*, Taf. IV). Wenn der Nervenfortsatz sehr fein ist, müssen natürlich die Neurofibrillen zu einem Bündel verschmelzen, welches sich später in allen Verdickungen und Endplatten in die einzelnen Fibrillen spaltet.

Alle geschilderten Endigungen des Nervenfortsatzes liegen in derselben Schicht, wo die Endbäumchen der Ganglienzellen sich verbreitern. Ich habe an manchen Präparaten direkte Nachweise, daß beide Endgebilde sich miteinander verflechten in solcher Weise, daß eine Ganglienzelle sich mit mehreren Sinneszellen verbindet.

Unter diesen Zellformen finden sich in der unteren Wand noch die recht charakteristischen, weniger zahlreichen Sinneszellen, deren Nervenfortsätze länger als bei ersterer Zellenart sind und die sich mit solchen Nervenfortsätzen andrer Zellen in einer eigentümlichen Art verbinden.

In der Schicht der Endbäumchen lassen sich nämlich bandartige (Fig. 22, Taf. III, und Fig. 29, Taf. IV) Nervenfaserstränge unterscheiden, welche ein weitmaschiges Netz in der unteren Pinealwand bilden. Die Knotenpunkte dieses Netzes sehen sternförmig aus. Die Nervenfasern des Netzes unterscheiden sich von den Nervenfasern der Ganglienzellen dadurch, daß sie von Varikositäten frei sind. Bei näherer Untersuchung dieses Netzes überzeugte ich mich, daß es von Nervenfasern der Sinneszellen gebildet wird. Zu jedem stern-

förmigen Knotenpunkt ziehen die Nervenfasern der nächst liegenden Sinneszellen (Fig. 22, Taf. III). Manchmal konnte ich deutlich sehen, daß die Nervenfasern innerhalb der Sterne durch eine sich schwach mit Methylenblau färbende Kittsubstanz verbunden werden (Fig. 22, Taf. III).

Ich kann aus dem Netz austretende und frei endigende Nervenfasern nicht finden. In einigen Sternen aber konnte ich bemerken, daß die Nervenfasern innerhalb der Sterne mit Plättchen und Varikositäten bedeckt werden (Fig. 39, Taf. IV). Andrerseits ist hinsichtlich der Struktur der Sterne die Tatsache auffallend, daß in die Sterne mehr Nervenfasern hineintreten, als aus denselben heraustreten. Die austretenden Fasern stellen die verbindenden Stränge zwischen den Sternen dar.

Diese Verhältnisse kann man nach meiner Meinung nur mit Hilfe der Voraussetzung deuten, daß ein Teil der eintretenden Nervenfasern innerhalb der Sterne endigt, die austretenden Fasern aber nur die in den folgenden Sternen endigenden Fasern darstellen. In den Sternen sind die Fasern so dicht aneinander gelagert und teilweise verflochten, daß es ganz unmöglich ist, die Endigungen oder ein freies Ende der hier endigenden Nervenfasern zu sehen. Nach allem Verhalten dieser Nervenfasern glaube ich, daß eine andere Erklärung ausgeschlossen ist.

Das ganze System der Sterne scheint eine für die Assoziation der Lichtreize bestimmte Verrichtung zu sein. Die Verbindungsfasern sind wahrscheinlich die Sammelfasern, welche die Reize einzelner Elemente sammeln und von einem Stern zum andern übergeben. Schließlich sind die Sterne ebenfalls in der Schicht der gangliösen Endbäumchen eingeschlossen, so daß die Reize der zu den Sternen gehörigen Sinneszellen den Ganglienzellen sicher vermittelt werden.

Die Sinneszellen dieser Gruppe sind im centralen Gebiet der Pinealwand ebenso wie im Randgebiet (Fig. 29, Taf. IV) vorhanden. Man kann sie an den Querschnitten durch das mit Methylenblau gefärbte Pinealorgan ebenfalls wahrnehmen (Fig. 29, Taf. IV), da sie von den Zellen mit gleich sich verästelndem Neurit durch ihren langen tangential verlaufenden Nervenfortsatz unterscheidbar sind. Sie sind eigentlich dank diesem tangentialen Neurit auch an den Haematoxylinpräparaten leicht zu finden. Studnicka hat sicher diese Sinneszellen gesehen und sie in sein Schema über den Bau des Pinealorgans bei *P. marinus* aufgenommen (34). Beide Abarten der Sinneszellen des Pinealorgans bei *P. fluviatilis* unterscheiden sich durch ihre Verbin-

dungen in solchem Maße, daß sie nach meiner Meinung ganz verschiedene Namen verdienen. Ich schlage vor, die nicht mit Sternen zusammenhängenden Sinneszellen als isolierte Sinneszellen, die mit den Sternen verbundenen als verbundene Sinneszellen zu bezeichnen.

Nach allen von mir gelieferten Angaben über die nervösen Elemente der unteren Pinealwand kann man sich jetzt eine genügende Vorstellung vom Aufbau des nervösen Geflechts in der unteren Faserschicht bilden. Es sind hier folgende Bestandteile vorhanden: die Endbäumchen der Ganglienzellen und die Körper der Ganglienzellen mit ihren Dendriten, die Endverzweigungen der isolierten Sinneszellen und die Nervenfortsätze mit den Sternen der verbündeten Sinneszellen; ganz unten zwischen den Fußstücken der Stützzellen verlaufen endlich die aus dem allgemeinen Geflecht austretenden varikösen Nervenfortsätze der Ganglienzellen. Wie aus der folgenden Beschreibung der oberen Wand der Endblase ersichtlich sein wird, gesellen sich im Randgebiet zu den genannten Elementen noch die Nervenfortsätze der Sinneszellen der Pellicula hinzu. Alle diese Nervenfasern verflechten sich in der unteren Faserschicht in einer so komplizierten Weise, daß die Untersuchung einzelner Elemente nur dank der Fähigkeit des Methylenblaus, die einzelnen Bestandteile des Geflechts isoliert darzustellen, möglich ist. Selbstverständlich ist dazu eine große Anzahl von Präparaten nötig, welche wegen der wechselnden Umstände der vitalen Färbung bald diese bald jene Elemente zeigen.

Die Stützzellen. Literarische Angaben über die Stützzellen der unteren Pinealwand wurden schon oben angeführt. Es ist auffallend, daß die Struktur der Stützzellen in keiner Weise als endgültig bekannt bezeichnet werden kann, obgleich für ihre Untersuchung die gewöhnlichen technischen Methoden genügend sind. Im großen und ganzen unterscheidet man unter den Stützzellen zwei Abarten derselben, die Pigmentzellen und die Neurogliazellen (Studnicka). Dazu erwähnt Studnička bei *Ammocoetes* noch die hellen basalen Zellen, die er aber nicht näher bestimmt hat.

Bei *P. fluviatilis* konnte ich nur die Pigmentzellen und die basalen Zellen wahrnehmen. Was die angeblichen Neurogliazellen betrifft, so vermag ich ihr Vorhandensein nicht zu bestätigen.

Die Form der Pigmentzellen ist schon an Flemmingschen Präparaten leicht zu sehen, am besten aber eignen sich für diesen Zweck die Sublimat- und Alkoholgemische, welche nicht zu sehr die innere Höhle der Endblase vergrößern. Durch die Behandlung mit diesen Gemischen werden auch die intercellulären Substanzen der Pinealwand

gequellt und die intercellulären Räume der unteren Hälfte derselben stark aufgetrieben. Dadurch wird das ganze Gerüst der unteren Faserschicht recht gut erkennbar. Die unteren Enden der Pigmentzellen laufen in einen oder mehrere Fortsätze aus, welche mit seitlichen Abzweigungen nachbarliche Stützzellen miteinander verbinden und sich schließlich mit etwas erweiterten kegelförmigen Enden an die Piascheide anheften. Dadurch entsteht ein Fachwerk, welches die Stütze der in ihm eingeschlossenen Ganglienzellen und des Nervengeflechtes darbietet. Der Bau des oberen, pigmentierten Abschnitts der Pigmentzelle entspricht nach meinen Untersuchungen den Angaben von Dendy (gegen Studnicka). Ich finde nämlich bei *P. fluviatilis* keinen Stäbchensaum — von welchem Studnicka berichtet — an der oberen Endfläche der Pigmentzellen. sondern die Kuppen der Pigmentzellen ragen oberhalb des Systems der Cohn-Heidenhainschen Schlußleisten kuppelartig abgerundet in den Hohlraum der Endblase hinein (Fig. 45, Taf. V). Ich finde nun nicht, daß diese Endstücke der Pigmentzellen von ihnen so scharf abgegrenzt sind, wie Dendy behauptet. Die Pigmentkörnchen setzen sich ununterbrochen aus dem Zellkörper in die Kuppe hinein fort. Ich sehe deswegen keine Veranlassung, das Vorhandensein besonderer »limiting membrane« außer der Schlußleiste (Dendy) anzunehmen. Die Endstücke unterscheiden sich auch in anderen Beziehungen hinsichtlich ihrer feineren Struktur nicht von dem Zellkörper. Jedes Endstück hat die breite Grundfläche, welche der ganzen Dicke des oberen Endes der Pigmentzelle entspricht und ist höchstens nur halb so hoch, wie die Stiele der Sinneszellknöpfe. Sie bilden eine deutliche kontinuierliche Schicht an der oberen Fläche der unteren Pinealwand, welche nur durch die Stiele der Endknöpfe durchsetzt wird. Seitwärts sind die Endstücke niedriger, und in der Richtung zum Randgebiet verstreicht ihre Schicht ganz allmählich so, daß sie bei den randständigen Pigmentzellen nur unbedeutende Hervorwölbungen darstellen.

Die Endstücke der Pigmentzellen sind gegen die Wirkung der Reagentien weniger empfindlich als die Endknöpfe der Sinneszellen, aber immer noch zarte und leicht einschrumpfende Gebilde. Gerade die für die Endknöpfe beste Flemmingsche Flüssigkeit ändert das Aussehen der Endstücke in solcher Weise, daß sie, wie wahrscheinlich auch Studnička an seinen Präparaten bemerkte, einen Stäbchensaum (Fig. 47, Taf. V) vortäuschen können. An den Methylenblaupräparaten sind die Endstücke überhaupt nicht sichtbar, obgleich die Pigmentkörner sich vollständig erhalten.

Die beste Untersuchung über das Pigment der unteren Pinealwand ist nach meiner Meinung von LEYDIG (20) geliefert worden. Dieser Verfasser hat das Vorhandensein von Pigmentkörnern zweierlei Art in derselben Pigmentzelle nachgewiesen. Das sogenannte weiße Pigment ist nach LEYDIG bei durchfallendem Licht von schmutzig-gelber Farbe, das dem guaninhaltigen Pigment der Hautdecke entspricht. Gleichzeitig mit diesem, bei auffallendem Licht weißen Pigment sind in den Pigmentzellen noch braun-schwarze Körnchen vorhanden, aber in geringerer Zahl. STUDNIČKA hat diese Angaben bestätigt.

Es ist ganz richtig, daß nach der Entfernung des weißen Pigments durch Säurebehandlung aus der unteren Pinealwand in den Pigmentzellen kleine dunkelbraune Körnchen, wie auch STUDNIČKA bemerkte, sichtbar sind. Ich finde nur, daß diese Körnchen bei *P. fluviatilis* nicht dunkel, sondern eher sehr hell gelblich und im Gegensatz zu den Körnchen vom weißen Pigment vollkommen durchsichtig sind. Diese Körnchen werden aber durch einige Reagentien dunkel, fast schwarz, was vielleicht die Veranlassung lieferte, von braun-schwarzem Pigment zu sprechen. Sie kommen in größerer Anzahl in der Randpartie und im Atrium vor. Einige Angaben von STUDNIČKA über die Verteilung der Pigmentkörnchen sind nach meiner Meinung ganz unrichtig oder bieten wenigstens eine unrichtige Auffassung der Tatsachen dar. Dieser Verfasser spricht nämlich, daß die Pigmentkörnchen auch in den Ganglienzellen vorkommen, welche, wenn sie mit ihnen stark gefüllt sind, das Aussehen von unregelmäßigen Klumpen bekommen. Außerdem sollen sehr viele Pigmentkörnchen auch intercellulär in der unteren Partie der Wand liegen.

Ich finde bei *P. fluviatilis* in einigen Fällen unregelmäßig pigmentierte Klumpen in der unteren Faserschicht. Da ich an den Methylenblaupräparaten in den Ganglienzellen niemals die Pigmentkörnchen sehen konnte, glaube ich nicht, daß die erwähnten Klumpen den Ganglienzellen entsprechen. Ich bin geneigt, diese Klumpen als die pigmentierten basalen Zellen zu betrachten, welche ebenfalls wie die Pigmentzellen eher den Stützelementen angehören. Was die intercellulären Pigmentkörnchen betrifft, so sind sie nach meiner Meinung nur unter der Wirkung des Mikrotommessers entstanden. Nach der Paraffineinbettung werden die Pigmentkörnchen ziemlich hart, was sich besonders beim Schneiden der mit Methylenblau gefärbten Präparate fühlen läßt, und werden dann leicht mit dem Mikrotommesser ausgeschleudert. Soviel ich an Celloidinpräparaten beobachten konnte, liegen die Pigmentkörnchen nur intracellulär. Sie können aber wirklich die

unteren Zellfortsätze bis zu den Endfüßchen begleiten. Bei *P. fluviatilis* sind aber solche Pigmentkörnchen gar nicht zahlreich und kommen überhaupt im Zellabschnitt unterhalb des Kernes nur ausnahmsweise (wie bei *Geotria* [nach DENDY]) vor.

Ich habe schon oben gesagt, daß der Kern der Pigmentzellen sich fast nicht vom Kern der Sinneszelle unterscheidet. Er hat ebenfalls das basophile Kernkörperchen oder mehrere Kernkörperchen und das grobkörnige Chromatingerüst. Nach der Form ist er mehr als der Kern der Pigmentzelle sphärisch. Obgleich ich systematische Versuche vom Einfluß des Lichts und der Dunkelheit auf die Verteilung des Pigments nicht angestellt hatte, führte ich doch die Abtötung der Tiere und die Fixation in verschiedenen Stunden des Tages und der Nacht aus und konnte dabei niemals eine Veränderung in der Verteilung des Pigments finden. Ich konnte auch keine Vorrichtung für die eventuell mögliche Bewegung der Pigmentkörnchen innerhalb der oberen Abteilung der Zelle entdecken. Das Protoplasma ist hier niemals streifig, sondern immer granulär. Nur im unteren Fortsatz und in den Verästelungen desselben sind Stützfasern wahrnehmbar.

Es lassen sich aber im Protoplasma des oberen Hauptteils des Zellkörpers wie in den Fortsätzen an den Sublimat-Essigsäure-Präparaten eigentümliche Körperchen sehen, welche für die Frage der Bedeutung des Pinealorgans nach meiner Meinung gerade sehr wichtig sind. Es handelt sich hier um die meistens halbmondförmigen oder spindelförmigen Körperchen, welche 2—4 μ lang sind und sich mit Eisen-Hämatoxylin (nach M. HEIDENHAIN) intensiv schwarz färben. Diese Halbmondkörperchen sind in den Endstücken ebenso wie in den Fußsohlen der unteren Fortsätze vorhanden. Gerade in den Fußsohlen erreichen sie die größte Länge und Dicke und sind hier sehr dicht gelagert (Fig. 45 und 46, Taf. V).

Unter den Halbmondkörperchen finden sich in geringerer Anzahl runde Körnchen, die doppelt zusammengesetzt sind. Das grau gefärbte Mittelstück wird von einer schwarzen halbmondförmigen Zone umgeben. Es lassen sich übrigens alle Übergangsformen von solchen Doppelkörnchen bis zu den spindelförmigen Körperchen herausfinden. Da die halbmondförmigen und spindelförmigen Körperchen weitaus größeren Umfang als die doppelten Körnchen erreichen, kann man alle diese Formen als Stadien desselben Entwicklungsganges der spindelförmigen Körperchen aus den doppelten oder auch homogenen Körperchen auffassen.

Die homogenen schwarzen Körperchen, welche ich als Vorstufen

der doppelten betrachte, sind sehr spärlich und winzig. Die Abspaltung des Halbmondkörperchens von der mittleren weniger färbbaren Partie tritt nur beim Wachstum des homogenen Körperchens auf. Die mittlere Partie des doppelten Körperchens wird allmählich noch weniger färbbar und schließlich gar nicht vom übrigen Protoplasma unterscheidbar. Das Halbmondkörperchen wird frei, und mit solchen Körperchen wird die ganze Pigmentzelle angefüllt. Einige Halbmondkörperchen werden aufgerichtet und in asymmetrische spindelförmige Körperchen verwandelt. Die letzten sind besonders an den seitlichen Flächen der pigmentierten Partie angehäuft.

Da die meisten Körperchen halbmondförmig sind, muß man denken, daß dieses Stadium der ganzen Entwicklung besondere funktionelle Bedeutung für die Pigmentzelle hat. Ich bin nach der Durchforschung vieler ähnlicher Präparate zu der Ansicht gelangt, daß die Halbmondkörperchen einigermaßen beständige Organellen der Pigmentzelle sind. Da sie auch im unteren Zellfortsatz massenhaft vorhanden sind, glaube ich nicht, daß die Halbmondkörperchen irgendwelche Beziehungen zu den Pigmentkörnchen haben. An den Präparaten, welche mit DUESBERGscher Flüssigkeit fixiert wurden, sind die Halbmondkörperchen weniger gut sichtbar, aber die übrige Plasmastruktur ist besser erhalten, und an solchen Präparaten sind die Halbmondkörperchen in den Sohlen der Pigmentzellen immer mit einer hellen Vacuole versehen. Überhaupt sind die Halbmondkörperchen der Sohlen beständigere Bestandteile der Pigmentzellen, da sie in den oberen Abschnitten derselben auf manchen Präparaten nicht vorhanden, in den Sohlen aber immer sichtbar sind. Unzweifelhafte Bilder der Resorption der Halbmondkörperchen oder ihrer Verwandlung in irgendwelches Sekret konnte ich nicht bemerken.

Es ist gegenwärtig nach den Untersuchungen von HEIDENHAIN (15) und seiner Schüler nicht schwer, die Bedeutung der Halbmondkörperchen zu enträtseln. Er hat zuerst an der Beckendrüse der Tritonen bewiesen, daß die Drüsengranula eine Doppelstruktur zur Entwicklung bringen können. Man muß die ganze Reihe der von M. HEIDENHAIN für die Entwicklung dieser Granula angestellten Stufen verfolgen, um sich zu überzeugen, daß die Entwicklung der Halbmondkörperchen in genau derselben Weise in den Beckendrüsen der Tritonen und in den Pigmentzellen des Pinealorgans sich vollzieht. Aus den homogenen winzigen Körnchen differenzieren sich die Doppelkörperchen, welche aus dem kugligen, blaß gefärbten »Träger« und einer dunkleren schalenförmigen Kapuze zusammengesetzt sind. Die Kapuze präsentiert im optischen

Querschnitt das Bild einer Sichel. Die Größe der Halbmondkörperchen in den Zellen des Pinealorgans ist genau dieselbe wie in den Beckendrüsenzellen. Sie berühren sich innerhalb der Zellen niemals unmittelbar, weswegen ein Wabensystem mit runden Maschen entsteht. Darauf quillt der Träger auf und nimmt dabei an Dichtigkeit so ab, daß er schließlich nicht sichtbar ist, und an seiner Stelle bleibt nur eine helle vacuolenähnliche Stelle bemerkbar, an deren Peripherie das Halbmondkörperchen dicht an das umgebende Protoplasma angepreßt wird. Von dieser Stufe ab bietet der Entwicklungsgang der Halbmondkörperchen in den Pigmentzellen von den involutiven Prozessen derselben in den Beckendrüsenzellen einige Abweichung dar. In den letzteren Zellen sinkt der Träger allmählich zusammen und wird wieder sichtbar, aber er füllt jetzt die ihm zugehörige Protoplasmalacune (Vacuole) nicht mehr vollkommen aus, wodurch die Kapuze von der Wand der Lacune entfernt wird. Sie krümmt sich bei weiterer Verdichtung und Verkleinerung des Trägers immer stärker zusammen. Die Trägersubstanz verschwindet schließlich vollständig, die Kapuze wandelt sich in ein Sekundärgranulum um, welches vielleicht in das Secret übergehen kann.

Daß involutive Erscheinungen der Halbmondkörperchen in den Pigmentzellen des Pinealorgans ebenfalls vorkommen, kann man aus dem Grunde vermuten, daß in dem pigmentierten Abschnitt die Halbmondkörperchen fehlen können. Ich konnte aber die Art ihrer Involution nicht genauer verfolgen; die sekundären Granula habe ich niemals gesehen. Nun gibt auch M. Heidenhain (16) selber zu, daß er in den Beckendrüsen auch andre Involutionserscheinungen der Halbmondkörperchen sehen konnte, welche er als atypische Involution betrachtete. Es kann nach meiner Meinung sein, daß diese atypische Involution für die Pigmentzellen ganz typisch ist und sich ohne Bildung der Sekundärgranula vollzieht, vielleicht ungefähr in solcher Weise wie in den Zellen der Tränendrüse vom Kalbe nach Fleischer (9). Die Kapuzen degenerieren vollständig innerhalb des Protoplasmas und werden durch neu erschienene Vollgranula wieder hergestellt. Nach allen meinen Beobachtungen ist im Pinealorgan bei *P. fluviatilis* nur dieser Vorgang der Involution der Halbmondkörperchen vorhanden. Alle Angaben über die doppelten Granula (Held, Heidenhain, Nicolas, Fleischer [9]) sprechen zugunsten einer Bedeutung derselben für den Sekretionsvorgang. Aus eigenen Beobachtungen kenne ich schon lange die doppelten Granula in jungen Eizellen der Ascariden, wo sie eine ansehnliche Größe erreichen. Diese

Granula sind in letzter Zeit von I. HIRSCHLER (18) und FAURÉ-FREMIET (8) genau beschrieben und ihre Homologie mit den HEIDENHAINschen Doppelkörnchen ist von diesen Verfassern auch angenommen. Da die Eizelle von *Ascaris* kaum irgendwelche Secretsubstanzen nach außen ergießt, steht das Auftreten der doppelten Körnchen in ihr im Zusammenhang mit inneren sekretorischen Prozessen. Die Doppelkörnchen wandeln sich schließlich in flüssige Nährsubstanzen um, welche die Vacuolen der Eizellen ausfüllen.

Ich sehe also kein Hindernis, den Doppelkörnchen und speziell den Halbmondkörperchen in den pinealen Pigmentzellen ebenfalls eine sekretorische Bedeutung zuzuschreiben. Diese Pigmentzellen sind nach meiner Meinung, sekretorische Zellen, und das Pinealorgan ist eine Drüse. Da die Halbmondkörperchen in den Sohlen der Pigmentzellen am größten und hier am häufigsten zu finden sind, kann man dem unteren Ende der Zelle besonders intensive sekretorische Tätigkeit zuschreiben und dabei annehmen, daß das Sekret der Pigmentzellen vielleicht direkt in die Capillaren des zwischen dem Pineal- und Parapinealorgan liegenden Netzes hineindringt.

Ich finde weitere Bestätigung meiner Annahme einer sekretorischen Funktion der Pigmentzellen im Bau der basalen Zellen.

Die basalen Zellen sind von STUDNICKA (32) als besondere Art der Elemente der unteren Pinealwand beschrieben, welcher bei *Ammocoetes* eine Schicht von diesen Zellen findet und sie als große, sehr klare Zellen mit wenig färbbarem Plasma und mit großem Kern beschreibt.

Ich finde bei *P. fluviatilis* und bei dessen *Ammocoetes* große helle Zellen, welche der von STUDNIČKA gegebenen Darstellung entsprechen, sie bilden aber keine besondere Schicht und liegen gar nicht ausschließlich neben der unteren Nervenfaserschicht, wie STUDNICKA angegeben hatte. An meinen Präparaten sind sie bei *Ammocoetes* keulenförmig, bei einem erwachsenen Tier oval und stecken gruppenweise in der Schicht, welche den Kernen der Pigmentzellen und der Sinneszellen entspricht. Bei *Ammocoetes* gelangen ihre oberen Enden bis zur Hälfte der Höhe der pigmentierten Schicht, bei einem erwachsenen Tier erreichen sie diese Höhe nicht. Nach der Kernstruktur sind diese Zellen den Ganglienzellen sehr ähnlich, unterscheiden sich aber von denselben durch ihr doppeltes Kernkörperchen (Fig. 46, Taf. V) und durch ihr helles Protoplasma.

Ich finde weiter, daß in diesen basalen Zellen, welche eigentlich diese Bezeichnung kaum verdienen, neben ihrem runden großen Kern

ein Nebenkörper vorhanden ist, welcher an den mit Osmiumsäure fixierten Präparaten homogen zu sein scheint.

Die chemischen Eigenschaften der Nebenkörper scheinen an demselben Präparat nicht immer gleich zu sein. An den mit Chrom-Osmiumgemischen fixierten und nach MALLORY mit Anilinblau gefärbten Präparaten nehmen die Nebenkörper verschiedene Farbennuancen an, einige werden gelb, andre blau gefärbt. Es kann sein, daß es sich dabei um Entwicklungsstufen der Nebenkörper handelt. Ich konnte die Entwicklung der Nebenkörper von den ersten Stadien an nicht verfolgen, da bei meinen Ammocoeten die Nebenkörper schon vollständig ausgebildet sind und fast dieselbe Größe haben, wie bei einem erwachsenen Tier. Sie treten wahrscheinlich schon bei ganz jungen Ammocoeten auf. Der helle periphere Hof der Zelle ist an allen mit Chrom-Osmiumsäuregemischen fixierten Präparaten sichtbar. An den mit Alkohol, Formol und Sublimat fixierten Präparaten ist er schon weniger ausgesprochen, und überhaupt haben die basalen Zellen an solchen Präparaten kleineren Umfang. Sie sind dabei nur fast so dick wie die Körper der Pigmentzelle.

Die Chrom-Osmiumgemische rufen wahrscheinlich Quellung der Substanzen der Basalquellen hervor. Es sei dazu noch bemerkt, daß die Chromsäuregemische mit geringem Gehalt an Osmiumsäure oder ohne solche starke Quellung der intercellulären Flüssigkeit der unteren faserigen Schicht bedingen. Aus diesem Grunde möchte ich sagen, daß die intercellulären Substanzen der unteren Pinealwand und die intercellulären Substanzen der basalen Zellen miteinander nahe verwandt sind und daß der Übertritt der Substanzen der basalen Zellen in die intercelluläre Flüssigkeit der Pinealwand sehr wahrscheinlich ist. Die basalen Zellen sind also wie die Pigmentzellen als sekretorische Zellen des Pinealorgans zu betrachten.

An den nicht mit Chrom-Osmiumgemischen fixierten Präparaten verlieren die Nebenkörper ihre Homogenität und bieten ein ganz andres Aussehen dar. Sie werden teilweise vacuolisiert, teilweise resorbiert. Sehr interessante Bilder erhielt ich mit Hilfe des Chromsäure-Formol-Essigsäure-Gemisches. Die Nebenkörper behalten an solchen Präparaten ihre Form und sehen wie ein Körper aus, welcher aus einem sich intensiv färbenden Faden besteht, und in dessen Maschen nur blaß gefärbte Reste der Grundsubstanz und helle Vacuolen bleiben.

An Sublimat- und an Alkohol-Formolpräparaten bleiben nur wenige Nebenkörper in den Basalzellen erhalten (Fig. 45, Taf. V), welche sich dabei sehr intensiv mit Eisen-Haematoxylin färben.

Da die Nebenkörper andrer Autoren sicher noch lange nicht homologe Gebilde sind, halte ich es für ganz zwecklos, literarische Angaben über die Nebenkörper hier anzuführen. Ich will nur das Vorkommen der Nebenkörper in unzweifelhaft sekretorischen Zellen (Pankreas) erwähnen, um zu zeigen, daß eine Gruppe von Nebenkörpern mit den Erscheinungen einer sekretorischen Tätigkeit der Zelle sicher verbunden ist.

Nach allen diesen Ausführungen glaube ich das Recht zu haben, in der unteren Pinealwand zwei Abarten der sekretorischen Zellen zu unterscheiden, die Pigmentzellen und die basalen Zellen. Die Anzahl beider Elemente ist nicht geringer als die der Sinneszellen. Das Pinealorgan bei *Ammocoetes* und *Petromyzon* ist also nach meiner Meinung nicht nur ein photoperceptorisches Organ, wie seit Jahrzehnten angenommen wird, sondern auch eine Drüse mit innerer Secretion, wie die Pinealorgane und die Epiphysen andrer Wirbeltiere, bei welchen ihre photoperceptorische Funktion verloren gegangen ist. Die sekretorische Tätigkeit ist also eine allgemeinere Eigenschaft der Pinealorgane als die photoperceptorische, was bis jetzt beim Vergleich der Pinealorgane mit seitlichen Augen gar nicht in Betracht genommen wurde. Die sekretorischen Erscheinungen sind wohl auch im lateralen Auge vorhanden (Pars ciliaris retinae), aber das Lateralauge ist nicht von Haus aus eine Drüse mit innerer Sekretion, wie das Pinealorgan.

Ich denke nicht, daß die Sekrete der Pigmentzellen und der basalen Zellen sich in den Hohlraum des Pinealorgans ergießen, da dieser Hohlraum sehr beschränkt ist und sicher ganz andern Aufgaben dient. Die Flüssigkeit, welche ihn ausfüllt, kann auch von den Pellucidazellen ausgeschieden werden. Ganz anders steht es mit der Möglichkeit, wie die Pigmentzellen und die basalen Zellen ihre Secrete durch die intercellulären Räume zu den Blutcapillaren befördern. Ich hatte schon früher darauf hingewiesen, daß die Blutcapillaren ganz innig mit dem Pinealorgan verbunden sind, da sie sogar in die untere Wand hineindringen. Die Sekretionstätigkeit des Pinealorgans kann wahrscheinlich lebhaft verlaufen und die funktionelle Ausschöpfung und Degeneration der sekretierenden Zellen bedingen. Die Degeneration der Pigmentzellen läßt sich sehr oft beobachten und ebenfalls ist notwendige Regeneration der Pigmentzellen eine gar nicht seltene Erscheinung sogar bei vollkommen erwachsenen Tieren. Die Pigmentzelle bleibt dabei pigmenthaltig, ihr oberer Abschnitt wird breiter und teilt sich auf dem Wege der Mitose, wie die Zelle des cylindrischen Epithels. Da

die sich teilende Zelle den Zusammenhang mit dem unteren verzweigten Abschnitt bewahrt, muß auch dieser Abschnitt an der Teilung teilnehmen, welche Tatsache darauf hindeuten kann, daß dieser untere Abschnitt schon lange lediglich Stützverrichtung erhalten hat, aber sich als ein vollständig lebendiger Teil der Zelle erweist.

Schließlich möchte ich noch ein paar Worte über die bindegewebigen Elemente, welche Dendy im Pinealorgan der *Geotria* gefunden hat, sagen. Seine Beschreibung läßt keinen Zweifel übrig, daß er unter den »connective-tissue cells of the retina« keine Neurogliazellen — wie Studnicka — versteht. Sie sind nach seiner Meinung an ihren länglichen Kernen erkennbar, welche den Kernen der bindegewebigen Zellen in der Piascheide des Pinealorgans entsprechen; die mehr oder weniger senkrecht in die untere Pinealwand hineindringenden bindegewebigen Fasern sollen diese bindegewebigen Kerne begleiten.

Ich kann bestimmt sagen, daß ich solche bindegewebige Zellen in der unteren Pinealwand bei *P. fluviatilis* nicht finden konnte; was die bindegewebigen Fasern anbelangt, so kann jedes nach Mallory gefärbte Präparat den Beweis liefern, daß solche Fasern innerhalb der unteren Wand nicht vorhanden sind, nur die eindringenden Capillaren werden von einer dünnen bindegewebigen Membran begleitet, welche aber nicht zwischen die Elemente der Pinealwand hineintritt und von den anheftenden Sohlen der Pigmentzellen bedeckt wird.

Die obere Wand des Pinealorgans.

Die obere Wand des Pinealorgans wird aus Zellen des Randgebietes und Pellucidazellen zusammengesetzt. Die Zellen des Randgebietes sind schon oben genügend charakterisiert worden. Ich will hier nur den Pellucidazellen Aufmerksamkeit widmen. Die Beschreibungen einiger älterer Autoren hinsichtlich der Pellucida und ihrer Zellen stehen sehr deutlich unter dem Einfluß der Idee, daß die obere Wand des Pinealorgans ebenso wie im Parietalauge der Saurier eine Linse darstellt. Aus diesem Grunde sprechen sie von der linsenförmigen Verdickung der oberen Wand bei *Ammocoetes* (Beard, Owsjannikow, Retzius) und von faserförmigen Zellen dieser Verdickung. Aber zugleich werden von andern Forschern (Ahlborn) bei erwachsenen Tieren ganz bestimmt die »stalaktitischen« Fortsätze der Pellucida nachgewiesen, welche eigentlich auch auf den Zeichnungen von Beard und Owsjannikow zu sehen sind. Studnička lehnt ganz entschieden die linsenförmige Struktur der Pellucida ab. Die feineren

Verhältnisse der Pellucida sind von den Autoren in verschiedener Weise beschrieben worden.

Wenn die älteren Autoren (Ahlborn, Owsjannikow) von den Fasern der Pellucida sprechen und Ahlborn diese als bindegewebige Fasern bezeichnet, sind alle neueren Untersucher darin einig, daß hier ein zylindrisches Epithel vorliegt. Außer diesen Zellen hat Ahlborn noch größere helle Zellen in der Pellucida gesehen, Gaskell aber findet hier kleinere Zellen, die eine besondere Schicht bilden.

Mit der Golgi-Methode hat Retzius in der Pellucida von *Ammocoetes* Zellen nachgewiesen, welche er als Zylinderzellen von eigentümlicher und sehr wechselnder Gestalt beschrieben hat. Ein Ende dieser Zellen ist gegen den Hohlraum der Endblase zugekehrt, ein andres aber ist verdickt, mit Kern versehen und am Fußende verästelt. Der Verfasser zählt diese Zellen den Stützelementen des Pinealorgans zu. Zwischen diesen Zellen sieht er noch in Neurogliaelemente umgewandelte Zellen. Nervenfasern konnte er in der Pellucida niemals mit der Golgi-Methode nachweisen. Studnička gehören ausführlichere Angaben über die Struktur der Pellucida auf Grundlage von Eisenhaematoxylinpräparaten an.

Wie es schon Ahlborn bemerkte, ist nach Studnička die Struktur der Pellucida nicht bei allen Arten dieselbe. Ausnahmsweise kommen bei *P. Planeri* am Rande der Pellucida vereinzelte Sinneszellen oder solchen ähnliche Zellen vor. Die eigentlichen Elemente der Pellucida sind nichts andres als Ependymzellen, deren untere Enden miteinander durch die Cohn-Heidenhainschen Verschlußleisten verbunden werden. Die Kerne liegen in den unteren Zellabschnitten, die oberen Abschnitte sind in Ependymfasern umgewandelt, ziemlich locker gelagert und durch weite Lücken voneinander getrennt. Diese Fortsätze können sich eventuell teilen, sich miteinander verbinden und hängen hier und da mit kleineren Zellen zusammen.

Dendy (7) hat bei *Geotria* kleine Kerne in der Pellucida beschrieben, welche er wieder für Kerne von Bindegewebszellen hält. Außerdem sieht er hier runde Kerne, welche den Kernen der Ganglienzellen ähnlich sind. Übrigens stimmt seine Beschreibung der Pellicula bei *Geotria* mit der von Studnička für die europäischen Petromyzonten gelieferten überein.

Ich konnte mit Hilfe der Methylenblaumethode nachweisen, daß in der Pellucida bei *P. fluviatilis* zwei Abarten zelliger Elemente vorhanden sind. Die Zellen der ersten Art sind vollkommen den Sinnes-

zellen in der unteren Pinealwand ähnlich. Ich werde sie einfach als obere Sinneszellen der Endblase bezeichnen. Sie unterscheiden sich von den Sinneszellen der unteren Pinealwand nur dadurch, daß die metachromatische Methylenblaufärbung des Endknopfes bei ihnen weniger deutlich ausgesprochen ist.

Die oberen Sinneszellen sind an nicht spezifisch gefärbten Präparaten durch die dunkle Färbung ihrer Körper sehr gut unterscheidbar. Ich wundere mich, daß andre Autoren sie nicht gesehen haben oder daß Studnička (34) sie nur ausnahmsweise bei *P. Planeri* am Rand der Pellucida bemerkte. Sie sind an meinen Präparaten auch im zentralen Gebiet der Pellucida vorhanden. Wenn man das gewöhnliche Bild der Pellucida im Präparat hat, kann man die oberen Sinneszellen in den unteren Abschnitten der stalaktitartigen Fortsätze ebenso wie in den dünneren Stellen der Pellucida beobachten. Eine bessere Einsicht über die Verteilung der Sinneszellen in der Pellucida liefern wieder die totalen Methylenblaupräparate, welche mit der Pellucida nach oben gerichtet eingebettet worden sind. Am besten eignen sich für solche Totalpräparate die Pinealorgane von *Ammocoetes* (Fig. 12, Taf. II).

Die oberen Sinneszellen sind immer mit langen Neuriten versehen, welche sich in den oberflächlichen Schichten der Pellucida sammeln und peripheriewärts radial verlaufende Stränge bilden (Fig. 12, Taf. II). Durch diese Stränge wird aber keine kontinuierliche Schicht oder kein Geflecht gebildet, da einzelne Stränge von einander immer durch freie Zwischenräume getrennt sind und ziemlich isoliert verlaufen, wenn auch Anastomosen zwischen einzelnen Strängen vorhanden sind. Die Stränge bestehen auch im Randgebiet aus spärlichen Nervenfasern, da einzelne Nervenfasern schon in der Pellucida in den Strängen endigen. Ich konnte in der Pellucida ebensolche Sterne aus Nervenfasern, obgleich nicht so zahlreich wie in der unteren Pinealwand, beobachten. Alle Stränge des Randgebiets biegen schließlich in die untere Pinealwand hinein und treten sogleich ins Geflecht derselben. Aus diesem Grund ist die Verfolgung einzelner Nervenfasern fast unmöglich. Es ist wahrscheinlich, daß sie sich in diesem Geflecht ebenso wie die Nervenfasern der unteren Sinneszellen verlieren. Es kann auch sein, daß einzelne Nervenfasern schon im Randgebiet der Pellucida sich mit den Nervenendigungen der randständigen Ganglienzellen durch Kontakt verbinden, da solche Ganglienzellen ihre Dendriten in die Randgebiete der oberen Wand senden.

Die oberen Sinneszellen bieten ein sehr wechselndes Aussehen. Im

allgemeinen hängt ihre Länge mit der Dicke des ihr angehörigen Abschnitts der Pellucida zusammen und die längsten Zellen sind in den stalaktitartigen (Fig. 9, Taf. II) Fortsätzen zu finden. Es lassen sich aber auch umgekehrte Verhältnisse bemerken. Die langen Zellen (Fig. 25, Taf. III) haben spindelartige Form oder sind pyramidal. Man sieht auch sehr kurze (Fig. 23, Taf. III) Sinneszellen, deren kernhaltiger Körper unmittelbar unter dem Endstück sich findet und deren Nervenfortsatz erst senkrecht steigt, um sich später parallel dem oberen Rand der Pellucida umzubiegen. Bei andern Sinneszellen ist zwischen dem Endstück und dem kernhaltigen Abschnitt des Körpers ein dünner peripherer Fortsatz (Fig. 25, Taf. III) vorhanden, welcher manchmal wieder spindelartig (Fig. 24, Taf. III) verdickt wird.

Besonders häufig sind Sinneszellen zu sehen, welche spindelartig und dabei noch bogenförmig sind, oder deren Körper sich umbiegend tangential zur Oberfläche der Pellucida verläuft. Der Kern wird manchmal in den tangentialen Abschnitt des Körpers verlagert (Fig. 10, Taf. II).

Alle diese Zellen unterscheiden sich von den übrigen Zellen der Pellucida, welche man als Stützzellen betrachten muß, durch ihre meist runden Kerne auch auf den nicht spezifisch gefärbten Präparaten. Obzwar der Kern der oberen Sinneszelle kleiner als der Kern der Ganglienzelle der unteren Pinealwand ist, können die tangential liegenden Zellabschnitte dank ihrem Kern leicht Ganglienzellen vortäuschen, wenn der Querschnitt nur den tangentialen Teil der Zelle getroffen hat. Ich denke, daß die von Dendy angegebenen Kerne, welche denen der Ganglienzellen ähnlich sind, gerade die Kerne solcher Sinneszellen sind.

Der Nervenfortsatz ist in seinem Anfangsteil nicht immer von dem Zellkörper abgegrenzt, welcher mitunter auch einen dünnen Fortsatz bildet, der jedenfalls dicker als der der Nervenfaser ist (Fig. 24, Taf. III). Die Neuriten sind meistens varikös (Fig. 38, Taf. III). Sie verlaufen (Fig. 10, Taf. II) nicht unmittelbar neben der oberen Fläche der Pellucida zwischen den oberen Enden der Stützzellen, sondern in einigem Abstand von derselben.

Das Endstück der oberen Sinneszelle (Fig. 23, Taf. III) besteht aus dem körnigen Stiel und dem kolbenförmigen Endknopf. An den Methylenblaupräparaten sitzt diesem letzteren manchmal eine blaue granulierte Endkappe an. Wahrscheinlich verkleben sich einige obere Endstücke mit den Verbindungsstücken nachbarlicher Stützzellen. Das Verhalten dieser Abschnitte gegen Reagentien ist dasselbe, wie bei

den unteren Sinneszellen. Sie sind aber an den Präparaten, welche mit Flüssigkeiten behandelt worden sind, welche eine Vergrößerung des Hohlraumes der Endblase hervorrufen, gewöhnlich noch mehr als die unteren Endstücke lädiert. An den mit Chromosmiumgemischen fixierten Präparaten schieben sich die oberen Knöpfe (Textfig. 5) zwischen die unteren hinein, andre obere Endknöpfe füllen die Zwischenräume unter den Fortsätzen der Pellucida, so daß auf dem Querschnitt ein mehrschichtiges Lager der Endknöpfe im schmalen Hohlraum der Endblase entsteht. Besonders dicht sind in diesem Fall die Endknöpfe bei *Ammocoetes* gelagert; was nur in der Weise verständlich ist, wenn bei *Ammocoetes* schon dieselbe Anzahl der Sinneszellen vorhanden ist wie beim erwachsenen Tier; in der kleineren Endblase müssen sie sich dichter aneinander anlagern.

Die Stützzellen der Pellucida färben sich (Fig. 11, Taf. II) sehr oft mit Methylenblau, deswegen konnte ich ihre Formen sehr genau verfolgen.

Im allgemeinen können die Stützzellen als zylindrische Zellen bezeichnet werden, aber ihre seitlichen Flächen sind äußerst unregelmäßig gestaltet. Sie sind mit kurzen seitlichen Fortsätzen versehen (Fig. 42 und 43, Taf. IV), welche bei manchen Zellen Endverdickungen zeigen (Fig. 27, Taf. III). Die Fortsätze dringen in die entsprechenden Einbuchtungen nachbarlicher Stützzellen, so daß alle Stützzellen mit Hilfe dieser Fortsätze miteinander verflochten werden. Einige Zellen setzen sich breit an die Grenzmembran an, andre sind am oberen Ende in kurze (Fig. 27, Taf. III) oder lange (Fig. 26, Taf. III) Fortsätze zerspalten. Es sind vielleicht noch andre Stützzellen vorhanden, welche mit ihren Enden die Grenzmembran nicht erreichen (Fig. 40, Taf. IV).

Der ovale Kern der Stützzelle liegt meist näher zum unteren Ende derselben; aber es gibt Stützzellen (Fig. 43, Taf. IV), welche den Kern in ihrem oberen Ende bergen. Solche Kerne hat Dendy bei *Geotria* als Kerne der bindegewebigen Zellen gedeutet.

Das Protoplasma ist an den Methylenblaupräparaten deutlich fibrillär, wobei die Fibrillen nicht streng parallel verlaufen, sondern wellenförmig gestaltet sind. Außer den Fibrillen kann man noch mit Methylenblau färbbare Körnchen wahrnehmen, welche sonst auch an den nach Bendascher Mitochondrialmethode gefärbten Präparaten immer im oberen Abschnitt der Stützzellen vorhanden sind. Die Fibrillen lassen sich nach Sublimatbehandlung mit Eisen-Haematoxylin (Fig. 53, Taf. V) färben und verlaufen an solchen Präparaten

mehr geradlinig. Sie ziehen durch die ganze Zelle hindurch, und nicht, wie STUDNICKA angibt, nur im oberen Abschnitt der Zelle; sie färben sich mit Eisen-Haematoxylin; aber nach BENDA niemals so intensiv, wie die echten Ependymfasern.

Das untere Ende der Stützzelle sendet in den Hohlraum der Endblase hinein einen oder mehrere feine Fortsätze (Fig. 40, 42, 43, Taf. IV), über welche ich schon oben das nötige gesagt hatte. Sie sind also nach meiner Meinung künstliche Erscheinungen. Das richtige Bild von dem Bau des unteren Endes ist nur an den mit Chromosmiumsäuregemischen fixierten Präparaten zu sehen. Die von mir angegebenen Bauverhältnisse der Pellucida weichen sehr von den STUDNICKAschen Beschreibungen ab und lassen andre, und wie mir scheint richtigere Deutungen der von RETZIUS mit der GOLGI-Methode entdeckten zelligen Elemente der Pellucida zu. Die mit langen tangential verlaufenden Fortsätzen versehenen sipndelförmigen Zellen sind nicht Ependymzellen, wie RETZIUS und STUDNICKA behaupten, sondern entsprechen vollkommen den sich mit Methylenblau färbenden oberen Sinneszellen. Also, nach meiner Meinung hat RETZIUS mit der GOLGI-Methode die Sinneszellen in der unteren und oberen Wand dargestellt.

Ich möchte schließlich bemerken, daß die unteren stalaktitartigen Fortsätze der Pellucida an den Methylenblaupräparaten sehr selten sichtbar sind, dass die Pellucida gleichmäßig dick oder nur in der Mitte etwas verdickt erscheint (Fig. 9, 11, Taf. II). Ein ähnliches Aussehen hat sie aber auch nach andern Fixationsgemischen, welche den Hohlraum der Endblase vergrößern. Nur Sublimat und Formol können in der ausgedehnten Endblase die Fortsätze erhalten.

Die eingehende Untersuchung dieser Verhältnisse brachte mir die Überzeugung, daß man den Stützzellen der Pellucida einen gewissen Grad von Kontraktilität zuschreiben muß, da die mechanische Wirkung allein nicht imstande wäre, die Abplattung der stalaktitartigen Fortsätze zu erzielen. Daß den Elementen des embryonalen Nervenrohrs kontraktile Eigenschaften zukommen können, zeigt die Entwicklung der Augenmuskeln aus der Wand des Nervenrohrs, welche sich zur Augenblase umwandelt. Besonders könnten die dunkleren axialen Stützzellen jedes Fortsatzes der Pellucida als kontraktile Elemente betrachtet werden, da sie immer sehr deutlich fibrillär sind. Sie sind aber diejenigen Zellen, welche par excellence sich mit ihren unteren Enden mit den Endknöpfen der unteren Sinneszellen verbinden.

Nach allem von mir über die Struktur der Wände der Endblase

Gesagten ist die ganze Wand derselben mit Sinneszellen versehen, welche überall dieselben Züge haben; wenn man den unteren Sinneszellen eine photoperzeptorische Funktion zuschreibt, gibt es keinen Grund, dieselbe Funktion den oberen Sinneszellen abzusprechen. Da das weiße Pigment undurchsichtig ist, müssen auf die Endstücke die vom Pigment abgeworfenen Strahlen ebenso wirken wie direkt einfallende Strahlen. Die Endstücke aller Sinneszellen stehen also in ähnlichen Beziehungen zu den ins Pinealorgan eindringenden Lichtstrahlen. Warum soll man die untere Wand als Retina betrachten und die obere nur für eine indifferente Pellucida halten?

Der Inhalt des Hohlraums der Endblase.

Die älteren Autoren (Beard, Owsjannikow, Leydig) bezeichneten den Inhalt des Binnenraums der Endblase als Koagulat einer ehemaligen Flüssigkeit, Gaskell aber (13) meinte, daß das Pinealorgan bei *Ammocoetes* eigentlich keine Höhle besitzt, sondern durch zellige Elemente vollkommen ausgefüllt ist. Studnička findet bei *P. Planeri* innerhalb des Hohlraums nur kurze Fäden, welche die Endstücke der Sinneszellen mit der Pellucida verbinden. Bei *P. fluviatilis* aber hat er im Innern des Pinealorgans bei alten Exemplaren ein Syncytium wahrgenommen, welchem er die Bedeutung eines Glaskörpers zuzuschreiben geneigt war. Nach seiner Beschreibung soll diese syncytiale Masse einerseits mit den Sinneszellen der unteren Pinealwand, anderseits mit den Pellucidazellen mittelst feiner Fortsätze verbunden sein. Die syncytiale Substanz ist homogen und nur teilweise schaumartig, sie wird mit Kernen an ihrer Peripherie versehen. Die kleinen, zahlreichen Kerne sehen auffallend homogen aus, sie sind, nach der Vorstellung des Verfassers, einigermaßen verändert.

Dendy (7) beschreibt bei *Geotria* eine ähnliche Füllmasse der Endblase, hält sie aber für ein Kunstprodukt und äußert sich über die Bestrebung, diese Masse als Glaskörper des Pinealorgans zu betrachten, in folgender Weise: »It is extremely doubtful whether it is desirable to apply the term ‚corpus vitreum‘ to such very definite structures as the protoplasmic strands which connect the pellucida with the retina, although it is quite possible that these may be imbebbed in a ‚corpus vitreum‘ during life«.

Studnička (34) hat den Querschnitt des mit Zenkerscher Flüssigkeit fixierten Pinealorgans von *P. fluviatilis* abgebildet, an welchem das angegebene Syncytium gut sichtbar ist. Er hat recht, an den mit Sublimat, Zenker, Zenker-Formol usw. hergestellten Präparaten finde

auch ich im Hohlraum der Endblase eine Füllmasse, welche aber je nach der Fixation immer etwas anders aussieht. An den mit FLEMMINGscher Flüssigkeit fixierten Präparaten ist keine Spur von solchem Syncytium auch bei *P. fluviatilis* an meinen Präparaten vorhanden. Ich betrachte die syncytiale Masse von STUDNIČKA als ein reines Kunstprodukt, welches aus verschiedenen Elementen zusammengesetzt wird. Die von den Pigmentzellen ausgeschiedene Secretsubstanz, die ausgedehnten und zerrissenen Verbindungsfasern der Pellucida, die geplatzten Endknöpfe und ihre Substanzen mischen sich zusammen und werden koaguliert; infolgedessen entsteht ein bizarres Netzwerk, dessen Maschen mit einem homogenen Niederschlag ausgefüllt werden können. Auch die verdickten Stiele der Endknöpfe können dabei von den Sinneszellen abgerissen, in das Netzwerk eingezogen werden und erscheinen dann als die sich mit Haematoxylin färbenden Gebilde, welche STUDNIČKA für die Kerne der syncytialen Substanz angesehen hat. An den Chromsäurepräparaten kann man im Netzwerk sogar echte Kerne sehen, es sind die Kerne der Stützzellen der Pellucida, welche bei der Vergrößerung der Endblase aus der Pellucida in deren Inneres hineingezogen werden.

Es gibt also nach meiner Meinung kein »corpus vitreum pineale«, welches wir mit embryonalen Stadien des ectodermalen Glaskörpers der lateralen Augen vergleichen könnten. Unter allen Beschreibungen des Hohlraums der Endblase ist die AHLBORNsche (1) vielleicht die richtigste, da er vom lacunären Aussehen derselben spricht.

Außer dem Spaltraum, in welchem beim erwachsenen *P. fluviatilis* die Endknöpfe der Sinneszellen liegen, muß man, nach meinen Beobachtungen noch zwei Systeme von Lacunen unterscheiden: die Randlacune oder den Randsinus und die Hohlräume zwischen den unteren Pellucidafortsätzen. In beiden Systemen finde ich nur ein feines Netzwerk, welches in den Präparaten aus den Verbindungsfasern der Pellucidazellen und dem Koagulum entsteht. In den engen Räumen der Falten der Ependymalwand im Gehirn sieht man an denselben Präparaten ein ganz ähnliches Netzwerk, welches sicher hier keinem Glaskörper entspricht.

Das Atrium des Pinealorgans.

Der Bau des Atriums wurde zuerst von STUDNICKA mit genügender Genauigkeit beschrieben, welcher hier keine wesentlichen Abweichungen von der Struktur der unteren Pinealwand gefunden hat. Die untere Wand des Atriums zeigt in seinem vorderen Teil dieselben Pigment- und

Sinneszellen und in derselben Anordnung, wie in der unteren Pinealwand. Die zahlreichen runden Zellen der mächtigen faserigen Schicht betrachtet der Verfasser als Neurogliazellen, die allmählich in die Neurogliazellen des Pinealnerven übergehen. Die obere Wand des Atriums soll hauptsächlich aus Stützzellen bestehen, nur auf dem Übergange zu der Retina fand STUDNIČKA Sinneszellen.

Bei *P. fluviatilis* ist nach meinen Beobachtungen das Atrium sehr deutlich in eine proximale unpigmentierte und eine distale pigmentierte Abteilung geteilt. In der pigmentierten Abteilung sind die Sinneszellen überall in der oberen wie in der unteren (Fig. 8, Taf. II) Wand gleich zahlreich vorhanden und gelangen bis an die hintere Grenze dieser Abteilung. Dabei ist die obere Atriumwand von der unteren Wand der Endblase nicht durch eine bindegewebige Platte, wie STUDNIČKA meint, abgegrenzt, sondern stellt die unmittelbare Fortsetzung derselben dar, indem hier die Pigmentzellen sehr lang sind und die Scheidewand zwischen dem Atrium und der Endblase bilden. Diese Scheidewand ist also nur eine Falte der epithelialen Wand des Pinealorgans. In der faserigen Schicht des Atriums sind auch bei *P. fluviatilis* zahlreiche Zellen vorhanden, welche meistens den basalen Zellen ähnlich sind und manche sogar mit den Nebenkörpern versehen, nur sind diese Atriumszellen kleiner und besitzen einen kleineren Kern als die basalen Zellen der unteren Pinealwand.

Nach dem Gesagten sind also im Atrium wie in der Endblase die Sinneszellen vorhanden, welche hinsichtlich der Beleuchtungsrichtung invertiert sind und im Atrium wahrscheinlich nur reflektiertes Licht perzipieren können.

Der Hohlraum des Atriums bewahrt meistens unabhängig von dem Fixationsverfahren seinen Umfang und wird mit einer koagulierbaren Flüssigkeit gefüllt. Die Endknöpfe der Sinneszellen haben keine Verbindung weder mit den Pellucidazellen noch mit andern Elementen. An Methylenblaupräparaten entbehren sie demgemäß der blauen Endkappe. Die Wände des proximalen unpigmentierten Atriumteils enthalten keine Sinneszellen, aber sonst ist die Anordnung der zelligen Elemente prinzipiell dieselbe wie überall in der Wand der Endblase. Das Grundgerüst wird durch schmale Cylinderzellen gebildet, welche die Form der Pigmentzellen nachahmen. Sie besitzen schmale und sich intensiv färbende Kerne (Textfig. 6) in ihren zum Lumen des Atriums gerichteten Körperenden, deswegen wird der Hohlraum unmittelbar von einer Kernreihe umgrenzt. Zwischen den Füßen der Stützzellen liegen kleine runde oder ovale Zellen, welche durch ihre runden Kerne

und durch das helle Protoplasma eine Modifikation der basalen Zellen darstellen. Man kann auch in diesen Zellen Körnchen bemerken, welche wahrscheinlich den Nebenkörpern der großen basalen Zellen homolog sind.

Der Pinealnerv.

Der distale Hohlraum des Pinealnerven (S. 36) hat dieselbe Struktur seiner Wand wie die proximale unpigmentierte Abteilung des Atriums. Ich unterscheide hier auch die mit einem sich stark färbenden Kern versehenen Stützzellen und die basalen hellen Zellen. Auch im übrigen Stiel des Pinealorgans konnte ich diese beiden Elemente mit ihren charakteristischen Zügen wiederfinden. Die hellen basalen Zellen sind auch im Pinealnerv durch ihre gut entwickelten Nebenkörper gekennzeichnet und finden sich im distalen Teil des Nerven in sehr großer Anzahl. Die Stützzellen unterscheiden sich auch hier durch ihre schmalen ovalen Kerne und sind nicht regelmäßig angeordnet; sie liegen hauptsächlich in solcher Weise, daß ihre Kerne parallel der Längsachse des Nerven gelagert sind. Ihre verzweigten Körper bilden ein Netzwerk, in dessen Maschen die Basalzellen liegen. Die äußeren Enden der Stützzellen stehen mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche des Nerven, und in ihren Zwischenräumen verlaufen auf der ganzen Oberfläche des Nerven Nervenfasern, welche eine kontinuierliche Nervenfaserschicht bilden.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Stützzellen des Nerven den Pigmentzellen ebenso wie die basalen Zellen des Nerven den basalen Zellen der Endblase homolog sind, was übrigens auch dadurch bewiesen wird, daß in diesen Stützzellen Pigmentkörnchen aufgespeichert werden.

Im proximalen Abschnitt des Nerven verschwinden die basalen Zellen, spärliche Stützzellen begleiten die Nervenfasern bis zum Gehirn. Die abgespalteten Stränge des Nerven bewahren die Struktur des Hauptstranges.

Obgleich schon RETZIUS und MAYER mit der GOLGI-Methode die Nervenfasern des Pinealnerven darzustellen vermochten, sind die literarischen Angaben über den Bau des Pinealnerven noch wenig übereinstimmend, und SCHILLING (28) rühmt sich in seiner Arbeit über das Gehirn von *Petromyzon*, daß es ihm gelungen ist, die Neurofibrillen im Pinealnerv mit BIELSCHOWSKYS Silbermethode darzustellen. Unter den neueren Angaben über die Struktur des Pinealnerven (GASKELL, STUDNIČKA, LEYDIG, RETZIUS, MAYER, JOHNSTON) sind diejenigen von STUDNIČKA (34) wohl die richtigsten; aber ich möchte nicht die basalen Zellen als Neurogliazellen betrachten, wie

er es tut. Auch im Pinealnerv sind diese Zellen nach meiner Meinung secretorische Elemente und stellen specifische Bestandteile des Pinealorgans dar.

Dank den Beobachtungen an den Methylenblaupräparaten kann ich die Angaben von Mayer über das Verhalten der Nervenfasern des Pinealnerven in der hinteren Commissur bestätigen. Sie teilen sich in der Commissur T-förmig und ihre Äste vereinigen sich mit den übrigen Commissurfasern so, daß es ein Ding der Unmöglichkeit ist, den weiteren Verlauf der Äste zu verfolgen.

Dendy (7) versicherte, daß es ihm gelungen sei, bei *Geotria* die Verbindung der Fasern des Pinealnerven nicht nur mit der hinteren Commissur, sondern auch mit dem Epithel der von ihm genauer untersuchten Ependymgruben und mit dem rechten Habenularganglion festzustellen. Was die Verbindung mit dem Habenularganglion betrifft, so konnte ich bei *P. fluviatilis* auch mikroskopisch nichts Ähnliches finden. Die Verbindung mit den Zellen der Ependymgruben, welche dem Reissnerschen Faden den Ursprung geben, ist auch an meinen nicht spezifisch gefärbten Querschnitten zu sehen. Sie ist aber, so viel ich sie verfolgen konnte, in keiner Weise von nervöser Natur, sondern zieht die Ependymfasern der Zellen bündelartig zur Anheftungsstelle des Pinealnerven, sich hier an die äußere Grenzmembran des Gehirns anheftend. Dieser Zusammenhang ist jedenfalls sehr bemerkenswert und hat wahrscheinlich embryologische und phylogenetische Gründe. Gegenwärtig ist nach meiner Meinung beim erwachsenen Tier dieser Zusammenhang nur von mechanischem Wert, da die Ependymzellen der Gruben den Reissnerschen Faden in seiner Lage halten. Weder Methylenblau noch Silberpräparate konnten mir Spuren eines direkten Zusammenhangs der Zellen der Ependymgruben mit den Nervenfasern des Pinealnerven nachweisen.

Weder am eigentlichen Pinealorgan noch an dessen Nerv konnte ich die von den Verfassern (Studnička [34]) erwähnte gliale Membran entdecken. Die breiten Sohlen der Stützzellen setzen sich unmittelbar an die feine Hülle an, welche aus feinsten acidophilen bindegewebigen Fasern besteht und welche ich oben immer als Piaschicht bezeichnete. Der äußeren Seite dieser Piaschicht liegen die Blutcapillaren, die Pigmentzellen und die blasigen Zellen der Arachnoidea an.

Das Parapinealorgan.

Die feinere Struktur des Parapinealorgans wurde fast immer nur nebensächlich untersucht. Man begnügte sich mit der Feststellung einer

Ähnlichkeit mit dem Bau des Pinealorgans und der scheinbar noch mehr ausgesprochenen rudimentären Struktur. Während es OWSJANNIKOW bei *P. fluviatilis* als gut entwickeltes Organ bezeichnet, findet es LEYDIG bei demselben Tier nur wenig differenziert. BEARD und GASKELL schenken ihm überhaupt keine Aufmerksamkeit.

Nach AHLBORN (1) stimmen die zelligen Bestandteile des Parapinealorganes mit denen des Pinealorganes überein. OWSJANNIKOW war der erste Forscher, welcher der Struktur des Parapinealorganes eingehende Untersuchungen gewidmet hatte.

In der unteren Wand des Parapinealorganes sind nach OWSJANNIKOW lange Cylinderzellen eingeschlossen, welche er mit den von ihm beschriebenen stäbchenförmigen Zellen des Pinealorgans vergleicht. Außerdem unterscheidet er noch recht große, fast runde Zellen, welche in größerer Zahl an der Stelle vorkommen, wo die obere (vordere) und hintere Wand ineinander übergehen.

Die untere Wand hat unten die Nervenfaserschicht, in welcher kleine, spindelförmige Nervenzellen liegen, welche in der oberen Wand meistens gar nicht vorkommen.

RETZIUS (27) hat in der unteren Wand bipolare Zellen entdeckt, welche er mehr als die von ihm im Pinealorgan gefärbten Zellen zu den Sinneszellen zuzuzählen geneigt ist. Sie erinnern nach seiner Darstellung an Riechzellen oder innere Retinazellen. Ein Fortsatz dieser Zellen zieht gegen die Höhlung des Organs, in deren Nähe er mit schwachen Verästelungen endigt, ein andrer feinerer Fortsatz senkt sich nach dem unteren-hinteren Pol des Organs hin, biegt sich dort um und schließt sich dem dort vorbeiziehenden Nervenzweig an. »Die Zellen sehen wie Nervenzellen aus«, sagt der Verfasser, »und können wohl funktionierende Nervenzellen sein. Es ist aber auch möglich, daß sie Ependymzellen sind, welche in ihrer Gestalt Nervenzellen ähneln, also gewissermaßen als solche maskiert sind«. Außerdem konnte RETZIUS noch vereinzelte Cylinderzellen bemerken, die mit einem in den Hohlraum des Parapinealorgans hineindringenden Härchen versehen waren. Der Körper dieser Zelle ist mit kleinen seitlichen Dornen bedeckt. In der oberen-vorderen Wand konnte RETZIUS Zellkörper wahrnehmen, welche kurz waren und einen oder mehrere, zuweilen verästelte Fortsätze nach den Seiten hin entsendeten. Diese Zellen nennt der Verfasser ganz bestimmt Ependymzellen.

Nach dem Sammelbericht von STUDNIČKA (34) kann man im Parapinealorgane gewöhnliche Ependymzellen und neben ihnen stäbchenförmige, mit Nervenfasern zusammenhängende Zellen, welche wohl

Sinneszellen sind, voneinander unterscheiden. Außer diesen Zellarten sind noch Ganglienzellen vorhanden. Die Sinneszellen und die Ganglienzellen kommen nur in der unteren Wand vor, welche Studnička als Retina bezeichnet, er nimmt dabei an, daß in der Retina des Parapinealorgans dieselben Bestandteile unterscheidbar sind, wie in der Retina des Pinealorgans. Die Elemente des Parapinealorgans sind jedoch kleiner als diejenigen im Pinealorgan. Die Art und Weise, auf welche die parapinealen Sinneszellen auf der Oberfläche der Retina endigen, konnte Studnička nicht mitteilen, da es nach seinen Worten noch niemandem gelungen sei, im Parapinealorgan solche lichtbrechende Endstücke an den Sinneszellen zu entdecken, wie im Pinealorgan.

Weiter gibt der Verfasser an, daß die obere Wand des Parapinealorgans ebensolche Auswüchse an ihrer unteren Fläche bilden kann, wie die Pellucida des Pinealorgans, welche sich innerhalb des Hohlraumes zum Netzwerk vereinigen, welches auch Zellen oder sogar kleine Syncytien einschließen kann.

Fast in derselben Weise beschreibt Dendy das Parapinealorgan bei *Geotria*, aber dieser Verfasser konnte nicht ganz deutlich die Ependymzellen von den Sinneszellen unterscheiden. Die Endstücke der Sinneszellen im Parapinealorgan bei *Geotria* sind nicht sichtbar. Im Hohlraum des Organs findet sich ein Netz von plasmatischen Fortsätzen der Pellucidazellen, welche zur Verbindung der unteren Wand mit der oberen bestimmt sind. Die Nervenfasern sammeln sich in einen Strang, welcher an der oberen Seite der unteren gangliösen Masse des Parapinealorgans zieht, manchmal biegen die Fasern dieses Stranges nicht nur in die untere Wand (Retina des Verfassers), sondern auch in die obere ein (Pellucida).

Ich finde alle diese Angaben auffallend oberflächlich, da schon an gut fixierten Präparaten mit Hilfe nicht specifischer Färbung die Verhältnisse sich ganz anders herausstellen.

Für die Erhaltung der normalen Größe des Hohlraums des Parapinealorgans ist wieder die Anwendung von Chrom-Osmiumgemischen notwendig. An solchen Präparaten sieht man deutlich, daß die obere Wand in keinem Fall einschichtig ist. Ich konnte in derselben wenigstens zwei Kernreihen bemerken (Fig. 55, Taf. V) und nur in einigen Fällen ist sie wirklich einschichtig. Die untere Wand ist auffallend kernreich, dabei sehen alle Kerne ganz gleich aus. Auf der inneren Oberfläche der unteren Wand kann man eine Reihe kleiner Knöpfchen bemerken, welche sich mit sauren Farben sehr intensiv färben lassen.

Der Hohlraum ist normal nicht besonders breit, ist aber von geformten Elementen außer den erwähnten Knöpfchen ganz frei. An den Präparaten wird er durch die Koagulate ausgefüllt, welche ein zierliches Netz bilden können.

An den totalen Methylenblaupräparaten und besonders an den Querschnitten derselben (Fig. 13, 14, 15, Taf. II) sehe ich die Sinneszellen überall in der oberen wie in der unteren Wand des Parapinealorgans. Die Sinneszellen sind sehr schlanke Elemente, welche nur im kerntragenden Abschnitt verdickt werden, sonst aber feine Fortsätze darstellen. Einer der Fortsätze zieht zum Hohlraum des Organs und endet innerhalb desselben mit einem winzigen Endknöpfchen (Fig. 54, Taf. V), welches über die obere Seite der unteren Wand hervorragt. Ein andrer, centraler Fortsatz biegt sich in einiger Entfernung von der äußeren Grenze der Wand um und läuft in der unteren Wand weiter parallel der Oberfläche des Organs und fast horizontal.

Durch diese Fortsätze wird in der Wand des Parapinealorgans ein Geflecht (Fig. 13, Taf. II) gebildet, welches in einiger Entfernung von der äußeren Oberfläche der Wand gelagert ist. Aus diesem Geflecht ziehen Nervenfasern direkt in das Parapinealganglion, wo sie in der Mitte der unteren Wand eine mächtige Faserschicht bilden. Ganglienzellen in der Wand des eigentlichen Parapinealorgans konnte ich nicht wahrnehmen. Was andre Untersucher mit diesem Namen benannt hatten, hat nach meinen Beobachtungen eine ganz andre Bedeutung als die meisten Neurogliazellen. In den dünnen Stellen der oberen Wand sind die Sinneszellen ganz kurz. Sie sehen dann genau so aus, wie sie RETZIUS in seiner Figur abgebildet hat. Im vorderen, meistens pigmentierten Abschnitt der oberen Wand (Fig. 14, Taf. II) werden die Sinneszellen höher, in den dicksten Stellen der unteren Wand sind sie ganz hoch und bieten das charakteristische Aussehen.

Die Sinneszellen sind auch auf den nicht spezifisch gefärbten Präparaten, wenn dies genügend feine Querschnitte sind, sehr gut unterscheidbar. Ihr Protoplasma färbt sich immer dunkler, als bei den übrigen Zellen, und es gelingt manchmal, solche Zellkörper unter der Unmasse der Kerne der unteren Wand bis an die acidophilen Endknöpfchen zu verfolgen (Fig. 54, Taf. V). In einigen Parapinealorganen sind im centralen Gebiet der unteren Wand Sinneszellen vorhanden, welche denjenigen des Pinealorgans vollkommen ähnlich und mit ähnlichen und großen Endstücken versehen sind. Sie sind aber immer spärlich.

Am zahlreichsten sind die Sinneszellen des pigmentierten Teils der oberen Wand. In andern dünnen Abschnitten derselben können sie ganz fehlen und sind überhaupt nicht zahlreich. So viel ich an den Totalpräparaten sehen konnte, endigen die langen Nervenfortsätze niemals in der Wand des eigentlichen Parapinealorgans. In dieser Beziehung ist das Pinealorgan ganz anders gebaut als das Parapinealorgan. Da die Sinneszellen des Parapinealorgans von denselben Zellen des Pinealorgans sich durch die Struktur ihrer Endstücke unterscheiden, kann man nach meiner Meinung nicht ohne weiteres von einem ähnlichen Bau beider Organe sprechen; im Bau und in der Anordnung der nicht nervösen Elemente ist jedoch eine gewisse Übereinstimmung bemerkbar. Ehe ich aber zu der Beschreibung dieser letzten Elemente übergehe, will ich meine Ergebnisse mit den Angaben von Retzius vergleichen.

Für mich ist es ganz klar, daß Retzius im Parapinealorgan mit der Golgi-Methode die echten Sinneszellen gefärbt hatte, und zwar nicht nur in der unteren Wand, sondern auch in der oberen Wand. Die letzteren Elemente sind also nicht Ependymzellen, wie er dachte. Rätselhaft für mich bleiben aber die Verästelungen der inneren Fortsätze der langen Sinneszellen der unteren Wand. An den Methylenblaupräparaten konnte ich solche Fortsätze nicht finden und die Begrenzung des Zellkörpers ist immer ganz glatt.

Aus mir nicht verständlichen Gründen färben sich mit Methylenblau die Sinneszellen der oberen Wand immer leichter als diejenigen in der unteren Wand und besonders sind die Sinneszellen des pigmentierten Gebietes gut färbbar. Dieses Verhalten ist vielleicht an eine Funktion der Zellen gebunden, da nur die Sinneszellen des pigmentierten Gebietes als besonders lichtempfindliche Elemente betrachtet werden können. Andre Sinneszellen stehen kaum unter dem Einfluß des Lichtes. Bei prolongierter Färbung gelingt es schließlich auch, die Sinneszellen der unteren Wand zu sehen (Fig. 13, Taf. II), aber immer nur näher am Randgebiet des Pinealorgans.

Die nicht nervösen Zellen des Parapinealorgans sind hauptsächlich Stützzellen. In der hohen unteren Wand sind die Stützzellen hoch und haben einen spindelförmigen Körper. Die Kerne liegen in diesen Zellen auf verschiedenen Höhen, dadurch entsteht auf dem Querschnitt die auffallende Mehrschichtigkeit der Kerne. Die Kerne sind oval mit gleichmäßig verteilten Chromatinkörnchen. Neben dem oberen Rand der unteren Wand sind keilförmige, stark gefärbte Kerne (Fig. 54, N, Taf. V) der Stützzellen sichtbar, welche sehr den Kernen der

nicht pigmentierten Stützzellen des Atriums des Pinealorgans ähnlich sind.

Die unteren Enden der Stützzellen der unteren Wand setzen sich in die Ependymfasern fort, welche in die untere Faserschicht hineindringen. Hier in der Faserschicht sind noch andre Zellen sichtbar, welche ich zu den Neurogliazellen zähle und welche von andern Autoren als Ganglienzellen angesehen waren. In der unteren Wand sind keine andern Zellen vorhanden.

In der oberen Wand sind auch kurze Stützzellen vorhanden. Im pigmentierten Abschnitt der Wand werden die Stützzellen zu Pigmentzellen.

In den Stützzellen des Parapinealorgans konnte ich keine secretorischen Körnchen oder Halbmondkörperchen entdecken. Sehr auffallend ist aber dabei, daß in der oberen Wand, hauptsächlich im hinteren, nicht pigmentierten Teil derselben, runde helle Zellen zwischen den Stützzellen liegen, welche den basalen Zellen des Pinealkörpers vollkommen ähnlich sind. Diese Zellen sind manchmal sehr zahlreich und nehmen die obere Hälfte der Höhe der Wand ein. Jede Zelle ist mit einem runden Kern und mit einem Nebenkörper versehen. Ich konnte bei den Nebenkörpern dieselben Beziehungen zu den Fixationsgemischen und den Farben feststellen wie bei den Nebenkörpern der pinealen Basalzellen. Nach meiner Meinung ist es besonders bemerkenswert, daß diese »basalen« Zellen des Parapinealorgans gerade in der oberen Wand des Organs liegen, also in der Nähe der Blutcapillaren, welche in der bindegewebigen Zwischenwand zwischen dem Pineal- und Parapinealorgan verlaufen. Ich sehe in dieser Lage eine weitere Stütze für meine Ansicht, daß die basalen Zellen ins Blut gelangende Substanzen produzieren. Das Parapinealorgan ist demgemäß auch nicht nur als Sinnesorgan, sondern noch als Drüse mit innerer Secretion tätig. Von diesem Standpunkt aus ist es auch verständlich, daß die untere Wand des Parapinealorgans meistens keine basalen Zellen oder andre secernierende Zellen enthält. Nur ausnahmsweise findet sich eine Gruppe von basalen Zellen in der unteren Wand. Die untere Seite der oberen Wand des Parapinealorgans ist normal stets glatt begrenzt. Ich wenigstens konnte solche Auswüchse der oberen Wand, wie Dendy bei *Geotria* gesehen hat, nicht finden. In gleicher Weise fehlen den Zellen die Hauptfasern von Studnička oder die Verbindungsstücke meiner Nomenklatur, welche die Endstücke der Sinneszellen mit den Stützzellen der oberen Wand verbinden. Bei ungeeigneter Fixation treten aber Veränderungen auf, welche leicht die Veranlassung geben können, die Angaben beider Verfasser als richtig

zu betrachten. Bei der Vergrößerung des Hohlraums werden einzelne Zellen mitunter in das Koagulat eingezogen und können dann »Glaskörperzellen« vortäuschen.

Es sind also nach meinen Beobachtungen invertierte Sinneszellen im Parapinealorgan ebenso wie im Pinealorgan vorhanden, und im Parapinealorgan sind nur invertierte Sinneszellen mit Pigmentzellen verbunden und stellen einen einigermaßen retinaähnlichen Teil des Parapinealorgans dar. Das Licht kann jedenfalls von oben zwischen den Pigmentzellen in die Sinneszellen eindringen, man muß dabei nicht außer Acht lassen, daß im Parapinealorgan die Pigmentzellen gerade an der Stelle liegen, welche nicht von Pigmentzellen des Pinealorgans bedeckt wird. Ich möchte deswegen auf die andre Möglichkeit hinweisen, die nämlich, daß die Pigmentzellen die Lichtwirkung auf die Sinneszellen des Parapinealorgans hemmen oder als ein Lichtfilter wirken, indem sie nur bestimmte Strahlen durchlassen. In dieser Beziehung kann ich die Behauptung von Studnicka, daß die Körnchen des weißen Pigments nur wenn sie in mehreren Schichten liegen, undurchsichtig sind, nur bestätigen. Anderseits sind die braunen Pigmentkörnchen so verteilt, daß sie den Durchtritt der Lichtstrahlen im centralen Gebiet der unteren Pinealwand zu dem Parapinealorgan nur wenig stören können. Nach alledem kann man dem Parapinealorgan die Bedeutung eines photoreceptorischen Organs nicht absprechen. Für die physiologische Untersuchung sind wohl hier interessante Ergebnisse zu erwarten.

Das Ganglion parapineale ist im frontalen Querschnitt nach meinen Beobachtungen wie bei *Geotria* (nach Dendy) dreiteilig und nur der mittlere Teil verbindet sich direkt mit dem Parapinealorgan. Die Beziehungen zwischen den aus dem Parapinealorgan in das Ganglion eintretenden Nervenfasern der Sinneszellen und die Ganglienzellen konnte ich nicht genau feststellen. Im allgemeinen verlieren sich die Nervenfasern im Neuropil des Ganglions, in welchem auch die Dendriten der Ganglienzellen mit den Endverzweigungen endigen. Wahrscheinlich sind beide Bestandteile des Neuropils ebenso miteinander durch Kontakt verbunden, wie überall nach meinen Untersuchungen (38) im centralen Nervensystem bei *Petromyzon* diese Verbindung vorkommt. Am Tractus parapinealis nehmen nur die Nervenfortsätze der Ganglienzellen teil, die Nervenfasern der Sinneszellen gehen direkt in den Tractus, wie Dendy bei *Geotria* findet, bei *P. fluviatilis* in keiner Weise über. Das Parapinealganglion hat also für die Sinneszellen des Parapinealorgans dieselbe Bedeutung einer ersten Unterbrechung der

Bahnen erster Ordnung wie die Ganglienzellen des Pinealorgans für dessen Sinneszellen. In keiner Weise aber möchte ich jedoch behaupten, daß die untere Faserschicht des Pinealorgans mit den Ganglienzellen dem G. parapineale homolog ist, im Gegenteil sind sie nach meiner Meinung grundverschieden nach ihrer Struktur, den topographischen Beziehungen und dem Ursprung. Die äußere Hülle des Parapinealorgans schließt in sich keine besondere gliale Membran ein, sondern besteht ausschließlich aus der Piaschicht.

Die parietale Cornea.

Obgleich ich bei der Beschreibung der Parietalorgane die Bezeichnungen, welche der Nomenklatur der lateralen Augen entnommen sind, absichtlich vermied, möchte ich für die durchsichtige Hautstelle über den Parietalorganen den Namen »Parietalhornhaut« bewahren, da dieser Name bisher noch von niemandem mißbraucht wurde. Die Zusammensetzung der Parietalcornea wurde von den Forschern wenig berücksichtigt, nur Studnicka hat ihre eigentümliche Struktur beachtet.

Die Beschreibung dieses Autors gilt zunächst für *P. Planeri*. Er versteht unter dem Namen »Cornea« alle die Schichten, die sich zwischen dem Pinealorgan und der Oberfläche des Körpers befinden. Es gibt hier nach den Angaben von Studnička wenigstens drei bindegewebige Schichten, welche mit einem gar nicht veränderten Hautepithel bedeckt werden.

Die unterste Schicht stellt eine verdünnte und durchsichtige Stelle des fibrösen Schädeldachs dar, die oberste wird vom durchsichtig gewordenen Corium gebildet. Auffallender ist die dicke mittlere Schicht, welche eine reichliche homogene Grundsubstanz und spärliche, immer nur senkrecht gegen die Oberfläche der Cornea gerichtete Bindegewebsstränge, die das Schädeldach mit dem Corium verbinden, besitzt. Dieses Gewebe hat bei *P. marinus* das Aussehen eines Schleimgewebes, bei *P. fluviatilis* ist es dagegen kein Schleimgewebe.

Die Corneaschichten sind frei von Pigmentzellen und Fettzellen. Das Lager des Gewebes der mittleren Schicht stellt einen abgestutzten niedrigen Conus dar, dessen Spitze nach den Parietalorganen hin gerichtet ist.

Ich finde, daß die Beschreibung von Studnicka zu den Verhälthältnissen der Struktur der Parietalcornea bei *P. fluviatilis* ganz gut paßt, aber wie ich schon oben hervorgehoben hatte, konnte ich auch bei *P. fluviatilis* die Merkmale des Schleimgewebes in der mittleren Schicht

ganz unzweifelhaft bemerken. Durch die Untersuchung mit verschiedensten Methoden, besonders mit der Methode von BJÖRLING gelangte ich zu der Ansicht, daß das Gewebe der mittleren Schicht ein Chondroidgewebe ist. Seine Zusammensetzung ist nach meinen Beobachtungen folgende.

Die Grundsubstanz des Gewebes sieht nur in dem Fall vollkommen homogen aus, wenn das Präparat mit neutralem Gemisch fixiert wurde. Sie färbt sich dabei sehr intensiv mit BÖHMERschem Hämatoxylin, das Eisenhämatoxylin läßt sie dagegen fast ungefärbt. In dieser Substanz sind spindelförmige Zellen eingelagert, welche nicht scharf von der Grundsubstanz abgegrenzt sind. Die Zellen sind nicht so flach, wie die Zellen im Schädeldach und dem Corium, sie besitzen eine ansehnliche Menge von Protoplasma. Nur ausnahmsweise liegen sie den groben, acidophilen Strängen an, welche sich zwischen dem Schädeldach und dem Corium hinziehen, meistens sind sie von diesen Strängen durch basophile Substanz abgetrennt. Die Basophilie konnte ich besonders nach dem Verfahren von HANSEN (Methylenblau-Pikrofuchsin) feststellen.

Nach der Fixation mit sauren Gemischen ändert sich das Aussehen. Die homogene Grundsubstanz verschwindet vollständig, an ihrer Stelle ist eine Unmenge feinster, sich jetzt acidophil färbender Fasern sichtbar, welche größtenteils parallel den dicken acidophilen Strängen ziehen. Unmittelbar um die Zelle sind diese Grundsubstanzfibrillen äußerst dicht gelagert, und die Oberfläche der Zelle ist deshalb an solchen Präparaten sehr scharf konturiert.

Nach der Färbung der mit Alkohol fixierten Präparate nach BJÖRLING werden die groben Stränge blau, die feinsten Grundsubstanzfibrillen aber rot oder rosa. Die Eigentümlichkeit der BJÖRLINGschen Färbung besteht nach meiner Untersuchung gerade darin, daß hier das polychrome Methylenblau die Grundsubstanzfibrillen auch auf den mit neutralen Gemischen fixierten Präparaten färbt. Die homogene Grundsubstanz wird dabei teils erhalten und nur schwach rosa gefärbt, teils aufgelöst und vacuolisiert.

Das frische Chondroidgewebe färbt sich bei der vitalen Färbung mit Methylenblau nicht. Es quillt im Wasser sehr beträchtlich, sogar nach der Fixation mit dem Molybdänammonium.

Wer mit dem frischen Chondroidgewebe der Parietalcornea zu tun hatte, kann leicht den wahren Sinn der Angabe von STANNIUS (31) verstehen, welche von AHLBORN (1) leider seinerzeit mißverstanden wurde. STANNIUS sagt nämlich: »Die Epiphyse erscheint oft als ein

rundes, weißliches, aus Molecularkörnern bestehendes, sackförmiges Gebilde hoch aufwärts in der Schädelhöhle und bisweilen in Kommunikation mit einer gallertartigen, hinter dem Geruchsorgan gelegenen Masse, welche oberflächlich nur von der Haut bedeckt ist.«

Zu dieser Behauptung bemerkt AHLBORN (1), daß der letzte Satz des angeführten Zitats von besonderem Interesse ist, denn er läßt das Vorhandensein eines extracraniellen Epiphysenteils wahrscheinlich erscheinen. Allerdings liegt an der von STANNIUS bezeichneten Stelle hinter dem Geruchsorgan eine gallertige Masse, aber das Gewebe derselben hat mit dem der Epiphyse bzw. des Pinealorgans gar nichts gemein, denn es besteht nur aus modifizierten Elementen der Schädelkapsel.

Bei der Präparation des frischen Materials konnte ich mich überzeugen, daß das Pinealorgan sehr fest mit der Parietalcornea zusammenhängt, und eher reißt sich der Pinealnerv als das Pinealorgan von der Parietalcornea ab. Es kann sein, daß STANNIUS das Wort Kommunikation im Sinne von Verbindung hier angewendet hatte und nicht im Sinne einer offenen Verbindung, wie AHLBORN seine Angabe versteht.

Ich möchte noch hinzufügen, daß Chondroidgewebe im Körper des *Petromyzon* (und *Ammocoetes*) überhaupt an vielen Stellen noch vorhanden ist, daß aber das Gewebe der Parietalcornea durch die dichte Umhüllung der Zellen mit den Grundsubstanzfibrillen eine besondere Stellung hat.

Dank dem Vorhandensein des Chondroidgewebes kann nach meiner Meinung die Parietalcornea kaum der Lateralcornea homolog sein. Die letztere kann nach ihrer Struktur, wenn man die Epithelschicht unberücksichtigt läßt, nur dem Coriumteil der Parietalcornea entsprechen. Zieht man aber noch die schon bei *Petromyzon* spezifisch differenzierte vordere Epithelschicht der lateralen Cornea in Betracht und vergleicht sie mit dem unmodifizierten Hautepithel der Parietalcornea, so wird die Verschiedenheit der Struktur beider Hornhäute noch auffallender. Also auch in den Hilfsapparaten beider Sinnesorgane finden wir keine solche Ähnlichkeit, welche die Homologie dieser Gebilde beweisen könnte.

Das Nebenparietalorgan.

Das Nebenparietalorgan habe ich nur einmal bei *P. fluviatilis* gefunden. Es stellt ein isoliertes sphärisches Gebilde von epithelialem Bau unpigmentiert dar. Sein Durchmesser war viermal so kurz als

der des Pinealorgans. Sein Platz war vor dem Parapinealorgan unter dem vorderen Rand des Pinealorgans. Kein Hohlraum war innerhalb des Körperchens zu sehen, unter den Zellen konnte ich Stützzellen und den »basalen« Zellen ähnliche runde, helle Zellen unterscheiden. Sinneszellen fehlten dem Körperchen.

Schlußbetrachtungen.

»Die Zirbel tritt gewissermaßen mit allen Prätensionen eines wichtigen Gehirnabschnittes in der Entwicklungsgeschichte auf, um später eine jener dunklen Existenzen als sogenannte Blutdrüse zu führen, von der wir nur genau das wissen, daß wir nichts von ihr wissen.« Diesen Ausspruch von RABL-RÜCKHARD (26, [1882]) könnte man auch heute noch als richtig anerkennen. Obgleich derselbe Verfasser, wie später AHLBORN von der Augenähnlichkeit der Parietalorgane gesprochen hatte, bleibt die wahre Funktion dieser augenähnlichen Organe für uns noch immer rätselhaft.

Auf Grund meiner Untersuchungen bin ich zu dem Schluß gelangt, daß die Augenähnlichkeit der Parietalorgane gar nicht so groß ist, daß dadurch die Frage nach der Funktion dieser Organe gelöst wäre. Man könnte wohl denken, daß die Parietalorgane Augen von Wirbellosen entsprechen; aber auch diese Behauptung kann wieder nur einen ganz allgemeinen Sinn haben, da wir kaum imstande sind, ein Auge der Wirbellosen zu nennen, welches wirklich genau dem Parietalorgan entsprechen könnte.

Man soll von Herzen solche neue Versuche begrüßen, wie diejenigen von K. v. FRISCH (10, 11), welcher die Frage über die Funktion der Parietalorgane bei den Knochenfischen auf experimentellem Wege lösen wollte. Dieser Verfasser fand nämlich, daß bei Ellritzen, weniger bei Forellen, die Anpassungsfähigkeit der Färbung an den Untergrund durch die Gesichtswahrnehmungen reguliert wird; das Centrum dafür liegt im verlängerten Mark. Dagegen ist die Reaktion auf die Intensität des Lichtes unabhängig von den lateralen Augen, aber in hohem Grade abhängig vom Parietalorgan dieser Fische, welches das Pinealorgan darstellt und das neben drüsigen Ependymzellen auch Sinneszellen enthält. Diese Sinneszellen sind dann mit den pigmentomotorischen Nerven verbunden und vermitteln den oben beschriebenen Reflex.

Diese Behauptung von FRISCH mag richtig sein, aber damit wird noch nicht bewiesen, daß bei *Petromyzon* die Parietalorgane dieselbe Funktion haben. Und dann bleibt noch das Parapinealorgan, welches

auch funktionsfähig sein muß, da nach meinen Untersuchungen sein nervöser Apparat ebenso kompliziert ist wie der des Pinealorgans. Wenn das Parapinealorgan dem so augenähnlichen Parietalorgan der Saurier homolog ist, kann seine Funktion nicht dieselbe wie bei letzterem Organ sein, da ich im Parapinealorgan ganz andre Struktur als beim Parietalorgan der Saurier finde.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß beide Parietalorgane bei *Petromyzon* lichtempfindliche Organe sind, aber ich möchte dabei nachdrücklich betonen, daß sie nicht aus der Liste der drüsigen Parietalorgane zu streichen sind. Ich behaupte, daß sie von Haus aus Organe einer inneren Secretion, wie die übrigen Parietalorgane der Wirbeltiere sind, und da die secretorische Tätigkeit derselben die allgemeinere Funktion ist, betrachte ich sie als Hauptfunktion auch der Parietalorgane bei *Petromyzon*. Die Lichtempfindlichkeit ist dagegen nur eine sekundäre und vielleicht der secretorischen Funktion dienstliche Eigenschaft dieser Organe.

Nicht weniger dunkel bleibt die morphologische Bedeutung der Parietalorgane. Als AHLBORN (2) die Theorie aufgestellt hatte, daß die Pinealdrüse der Wirbeltiere als das Rudiment einer unpaaren Augenanlage anzusehen sei, wollte er das Pinealorgan mit dem unpaaren Auge der Tunicaten und sogar mit dem vorderen Pigmentfleck des *Amphioxus* homologisieren. In neuerer Zeit sind die Voraussetzungen ausgesprochen, daß beide Parietalorgane, welche sich bei *Petromyzon* finden, als Reste von paarigen lateralen Augenanlagen (LOCY [21]), welche den lateralen Augen homolog sind, betrachtet werden können. Andre neuere Untersucher nehmen weiter an, daß das Pinealorgan und das Parapinealorgan die unsymmetrisch differenzierten Organe desselben Paares darstellen (GASKELL [13], DENDY [7], STERZI, FÜRBRINGER [12], GISI [14], CAMERON [6], NOWIKOFF [23, 24]).

Ich konnte die Tatsachen, auf welchen die letzte Anschauung begründet war, nicht bestätigen und fand solche Abweichungen in der Struktur beider Organe, daß ich keine Veranlassung habe, sie einem Paar zuzuzählen. Nach den anatomischen Verhältnissen kann ich nur eine ursprüngliche Paarigkeit des Parapinealorgans zulassen, da es auch jetzt nicht immer die mediane Stellung bewahrt. Man könnte denken, daß ursprünglich auch das rechte Habenularganglion sein Parapinealorgan hatte. Einige Autoren (TERRY [37], CAMERON, HILL, NOWIKOFF) haben die paarige Anlage des Pinealorgans bzw. der Epiphyse beschrieben, aber diese Paarigkeit ist meistens nur eine äußerst seltene Erscheinung und kann vielleicht einfach abnorm sein. Man

muß sich auch vorstellen, daß diese drüsigen Organe von Haus aus zur Faltenbildung geneigt sind, und daß die Paarigkeit der Anlage nur eine frühe Äußerung dieser Fähigkeit ist. Aus diesen Gründen und nach meinen Untersuchungen der topographischen Beziehungen und der Struktur des Pinealorgans halte ich seine ursprüngliche Paarigkeit für nicht wahrscheinlich.

Für die Morphologie der Parietalorgane bei *Petromyzon* wäre es sehr wichtig, ihre Homologie mit den lateralen Augen tatsächlich zu begründen. Einige diesbezügliche Bemerkungen über diese Frage sind schon in meiner Arbeit über »Die Centralorgane bei *Petromyzon*« zu finden. Weitere Besprechung dieser morphologischen Verhältnisse wird aber nur bei dem detaillierten Vergleich der Struktur der Retina der lateralen Augen bei demselben Tier möglich sein, zu welchem Zweck eine Untersuchung der lateralen Augen bei *Petromyzon* mit spezifischen neurologischen Methoden leider bis jetzt noch fehlt. Solche Untersuchung werde ich in einer folgenden Mitteilung vorlegen.

Odessa, im Mai 1914.

Literaturverzeichnis.

1. Ahlborn, F., Untersuchungen über das Gehirn der Cyclostomen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX. 1883.
2. — Über die Bedeutung der Zirbeldrüse. Ibid. Bd. XL. 1884.
3. Beard, J., The parietal Eye of the cyclostome Fishes. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXIX. 1889.
4. Béraneck, E., Das Parietalauge der Reptilien. Jenaische Zeit. Bd. XXI. 1887.
5. Björling, E., Über mucoides Bindegewebe. Virch. Arch. Bd. 205, H. 1. 1911.
6. Cameron, J., On the Origin of the Pineal Body as an Amesial Structure, deduced from the Study of its Developement in Amphibia. Anatom. Anz. Bd. XXIII. 1903.
7. Dendy, A., On the parietal Sense-organs and Associated Structures in the New Zealand Lamprey (Geotria australis). Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. LI. 1907.
8. Fauré-Fremiet. Le cycle germinatif chez l'Ascaris megalocephala. Archiv. d'anatom. microsc. Tome XV, fasc. IV. 1913.
9. Fleischer, B., Beiträge zur Histologie der Tränendrüse und zur Lehre von den Secretgranula. Anat. Hefte. 1904.
10. Frisch, K. von, Über die Beziehungen der Pigmentzellen in der Fischhaut zum sympathischen Nervensystem. Festschr. f. R. Hertwig. Bd. III. 1910.

11. Frisch, K., von, Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. CXXXVIII. 1911.
12. Fürbringer, M., Einige Notizen über die Parietalorgane. Morphol. Jahrb. Bd. XXX. 1902.
13. Gaskell, W. H., On the origine of Vertebrates fom a Crustacean like Ancestor. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXXI. 1890.
14. Gisi, J., Das Gehirn von Hatteria punctata. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XXV. 1907.
15. Heidenhain, M., Beiträge zur Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35. 1890.
16. — Plasma und Zelle. 1. Abteil. 1907.
17. Hill, Ch., Two epiphyses in a four-day Chic. Bullet. Northwestern Univ. Med. School. Chicago 1900.
18. Hirschler, J., Über die Plasmastrukturen in den Geschlechtszellen der Ascariden. Arch. f. Zellf. Bd. IX. H. III. 1913.
19. Johnston, J., The brain of *Petromyzon*. Journ. of comp. Neurology. Vol.XII. 1902.
20. Leydig, F., Zur Kenntnis der Zirbel und Parietalorgane. Abhandl. d. Senkenberg. Gesellsch. Frankfurt a. M. Bd. XIX. 1896.
21. Locy, W. A., The derivation of the Pineal Eye. Anat. Anz. Bd. IX. 1893.
22. Mayer, F., Das Centralnervensystem von Ammocoetes. Anat. Anz. Bd. XIII. 1897.
23. Nowikoff, M., Zur Frage über die Paarigkeit der Epiphyse und des Parietalauges der Saurier. Biol. Zeitschr. Moskau. 1910.
24. — Untersuchungen über den Bau, die Entwicklung und die Bedeutung des Parietalauges von Sauriern. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XCVI. 1910.
25. Owsjannikow, Ph., Über das dritte Auge bei Petromyzon fluviatilis, nebst einigen Bemerkungen über dasselbe Organ bei andern Tieren. Mémoires de l'Acad. des Sc. St. Pétersb. T. XXXVI. 1888.
26. Rabl-Rückhardt, H., Zur Deutung und Entwicklung des Gehirns der Knochenfische. Arch. f. Anatom., Anatom. Abt. Jahrg. 1882.
27. Retzius, G., Über den Bau des sogenannten Parietalauges von Ammocoetes. Biol. Unters. N. F. Bd. VII. 1895.
28. Schilling, K., Über das Gehirn von Petromyzon fluviatilis. Senkenberg. Narturf. Gesellsch. XXX. 1907.
29. Schimkewitsch, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Stuttgart 1910.
30. Spencer, W. B., On the presence and the structure of the Pineal Eye in Lacertilia. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXVII. 1887.
31. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Berlin 1854.
32. Studnička, F. K., Sur les organes pariétaux de Petromyzon Planeri. Sitz.-Ber. der Kg. Ges. d. Wissensch. in Prag. 1893.
33. — Über den feineren Bau der Parietalorgane von Petromyzon marinus. Ibid. 1899.
34. — Die Parietalorgane. Lehrbuch der vergleichenden mikr. Anatomie der Wirbeltiere, herausg. von A. Oppel. Teil V. 1905.

35. Studnicka, F. K., Über die Entwicklung und die Bedeutung der Seitenaugen von Ammocoetes. Anat. Anz. Bd. 41. 1912.
36. — Das extracelluläre Protoplasma. Ibid. Bd. 44. 1913.
37. Terry, J. R., The morphologie of the pineal region in Teleosts. Journ. of Morphol. Bd. XXI. 1910.
38. Tretjakoff, D., Das Nervensystem von Ammocoetes. II. Gehirn. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 74. 1909.
39. — Das Gallertgewebe der Sinneshaare. Anat. Anz. Bd. XXXVII. 1910.
40. — Zur Anatomie des Auges der Kröte. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CV. 1913.
41. — Die centralen Sinnesorgane bei Petromyzon. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. LXXXIII. 1913.
42. Wiedersheim, R., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

In allen Figuren bedeutet: *n* = Neurit, *K* = Zellkörper, *T* = Endverzweigung des Dendrits, *L* = präterminale Verdickung des Dendrits.

Fig. 1. Totales Präparat des Pinealorgans vom erwachsenen *P. fluviatilis*. Das Pinealorgan ist mit seiner unteren Wand nach oben gewendet. Pigmente sind nicht abgebildet. Die Sinneszellen sind, außer den randständigen, weggelassen. *G* = Ganglienzelle, *Gm* = tangentielle Ganglienzelle des Randgebietes, *Gn* = Ganglienzelle der hinteren Wand der Endblase, *N* = Pinealnerv, *Pl* = Neuritengeflecht an der Atriumwand. Vergrößerung 450 mal.

Fig. 2. Bipolare uniterminale Ganglienzelle des Pinealorgans. Vergrößerung 900mal.

Fig. 3. Bipolare biterminale Ganglienzelle des Pinealorgans. Vergrößerung 900 mal.

Fig. 4. Bipolare biterminale Ganglienzelle des Pinealorgans. *Kl.* = Kollateral. Vergrößerung 900 mal.

Fig. 5. Tripolare uniterminale Ganglienzelle des Pinealorgans. Vergrößerung 900 mal.

Fig. 6. Tripolare triterminale Ganglienzelle des Pinealorgans. Vergrößerung 900mal.

Fig. 7. Bipolare biterminale Ganglienzelle des Pinealorgans. *S* = Sinneszelle, deren Endverzweigung sich mit der Endverzweigung des Dendrites der Ganglienzelle verflicht. Vergrößerung 900 mal.

Sämtliche Zeichnungen sind Präparaten vom Pinealorgan verschiedener Exemplare von *P. fluviatilis* entnommen. Die Präparate sind intra vitam mit Methylenblau gefärbt worden.

Tafel II.

In allen Figuren bedeutet: *C* = Endstück der Sinneszelle, *G* = Ganglienzelle, *O* = obere Wand, *U* = untere Wand, *P* = weißes Pigment, *So* = Sinneszellen der oberen Wand, *Su* = Sinneszellen der unteren Wand.

Fig. 8. Sagittaler Querschnitt des Atriums, nicht ganz medial geführt. *NP* = Pinealnerv, *S* = Sinneszellen der unteren Atriumwand, *Sm* = Sinnes-

zellen der oberen Atriumwand, *ST* = quergeschnittene Sinneszellen. Vergrößerung 950 mal.

Fig. 9. Frontaler Querschnitt des Pinealorgans vom erwachsenen Tier. *A* = unterer Fortsatz der Pellucida, *Pl* = nervöses Geflecht in der unteren Wand. In der Pellucida sind lange Sinneszellen (*So*) zu sehen. Vergrößerung 450 mal.

Fig. 10. Frontaler Querschnitt des Pinealorgans vom erwachsenen *P. fluviatilis*. In der Pellucida sind kurze Sinneszellen zu sehen. *n* = Neurite der Sinneszellen der Pellucida, *Pi* = innerste Pialamelle. Vergrößerung 450 mal.

Fig. 11. Frontaler Querschnitt des Pinealorgans bei erwachsenem *P. fluviatilis*. In der Pellucida sind hauptsächlich die Stützzellen zu sehen. *Ui* = Stützzelle, *Pi* = innerste Pialamelle, *Pl* = nervöses Geflecht der unteren Wand. Vergrößerung 450 mal.

Fig. 12. Totales Präparat des Pinealorgans bei *Ammocoetes*, mit drei Viertel der Pellucida nach oben gewendet. Sinneszellen der Pellucida. *F* = Stränge der Nervenfortsätze der Sinneszellen, *Z* = Verbindungspunkte der Nervenfortsätze (Sterne). *Np* = Pinealnerv. Pigment ist nur in der Ebene des Randgebietes abgebildet. Vergrößerung 900 mal.

Fig. 13. Sagittaler Querschnitt des seitlichen Teils des Parapinealorgans vom erwachsenen *P. fluviatilis*. *St* = quergetroffene Sinneszellen. Vergrößerung 450 mal.

Fig. 14. Sagittaler Querschnitt des Parapinealorgans und des Parapinealganglions. *Gpa*-Parapinealganglion mit dem Geflecht der Nervenfortsätze der parapinealen Sinneszellen, *n* = Neurit der Sinneszelle, *Tpa* = Parapinealbahn (Tractus parapinealis). Vergrößerung 450 mal.

Fig. 15. Sagittaler Querschnitt des Parapinealorgans vom erwachsenen *P. fluviatilis*. *P* = nervöses Geflecht aus den Neuriten der Sinneszellen; *ST* = quergetroffene Sinneszellen der unteren Wand. Vergrößerung 450 mal.

Sämtliche Zeichnungen sind Präparaten von den Pineal- und Parapinealorganen verschiedener Exemplare von *Petromyzon fluviatilis* und *Ammocoetes* entnommen. Die Präparate sind intra vitam mit Methylenblau gefärbt worden.

Tafel III.

Fig. 16. Bipolare uniterminale Ganglienzelle des Pinealorgans. *K* = Zellkörper mit Kern, *n* = Neurit, *T* = Endbäumchen des Dendrites. Vergrößerung 900 mal.

Fig. 17. Tripolare Ganglienzelle mit langen Dendriten. *D* = Dendrit, *K* = Zellkörper mit Kern, *n* = Neurit, *T* = Endbäumchen. Vergrößerung 900 mal.

Fig. 18. Tripolare Ganglienzelle mit langen Dendriten. *D* = Dendrit, *K* = Zellkörper, *n* = Neurit, *T* = Endbäumchen. Vergrößerung 900 mal.

Fig. 19. Tangentiale Ganglienzelle aus dem Randgebiet der unteren Wand des Pinealorgans. *K* = Zellkörper, *n* = Neurit, *To* = Endigung des Dendrits in der oberen Wand des Pinealorgans (Randgebiet), *Tu* = Endigung des Dendrits in der unteren Wand des Pinealorgans. Vergrößerung 700 mal.

Fig. 20. Diffuse Ganglienzelle. *D* = Dendrit, *K* = Zellkörper, *n* = Neurit, *V* = große Varikositäten der Endverzweigungen. Vergrößerung 900 mal.

Fig. 21. Ganglienzelle abnormer Gestalt. *D* = verdickter Dendrit, *K* = Zellkörper mit Kern, *d* = Dendrit, dessen Endigung nicht weiter verfolgt wurde, *n* = Neurit. Vergrößerung 900 mal.

Fig. 22. Sinneszellen der unteren pinealen Wand, die mit langen Neuriten versehen sind. Die Abbildung ist dem totalen Präparat des mit der Pellucida nach oben gerichteten Pinealorgans vom *Petromyzon fluv.* entnommen. Deswegen sind die inneren Zellabschnitte konventionell intensiver gefärbt dargestellt. *C* = Endstück, *H* = Endkappe, *K* = Zellkörper mit Kern, *N* = Nervenfortsätze der Sinneszellen, *Z* = Verbindungspunkte der Nervenstränge (Sterne). Vergrößerung 1000 mal.

Fig. 23. Kurze Sinneszelle aus der Pellucida des Pinealorgans. *C* = Endstück, *K* = Zellkörper, *n* = Nervenfortsatz. Vergrößerung 1100 mal.

Fig. 24. Lange Sinneszelle aus der Pellucida des Pinealorgans. *C* = Endstück. *K* = Zellkörper, *n* = Nervenfortsatz. Sekundäre Verdickung des inneren Fortsatzes. Vergrößerung 1100 mal.

Fig. 25. Lange Sinneszelle aus der Pellucida des Pinealorgans. *C* = Endstücke, *K* = Zellkörper, *n* = Nervenfortsatz. Vergrößerung 1100 mal.

Fig. 26. Stützzelle aus der Pellucida des Pinealorgans. *N* = Kern, *O* = verzweigter oberer Abschnitt der Zelle, *R* = Rest des Verbindungsstückes. Vergrößerung 1100 mal.

Fig. 27. Stützzelle aus der Pellucida des Pinealorgans. *N* = Kern, *O* = oberer Abschnitt der Zelle, *R* = Rest des Verbindungsstückes. Vergrößerung 1100 mal.

Sämtliche Zeichnungen sind Präparaten vom Pinealorgan verschiedener Exemplare vom erwachsenen *Petromyzon* entnommen. Die Präparate sind intra vitam mit Methylenblau gefärbt worden.

Tafel IV.

In allen Figuren bedeutet: *C* = Endstück der Sinneszelle, *H* = körnige Endkappe des Endstücks, *K* = Zellkörper, *n* = Neurit, *T* = Endverzweigung des äußeren (centralen) Fortsatzes (Neurits) der Sinneszelle, *R* = Verbindungsstück.

Fig. 28. Gruppe der Sinneszellen im Randgebiet der unteren pinealen Wand am Querschnitt derselben. *G* = Ganglienzelle, *Gn* = Neurit der Ganglienzelle, *Gp* = Dendrit der Ganglienzelle, *P* = äußerer Fortsatz der Sinneszelle. Vergrößerung 1100 mal.

Fig. 29. Gruppe der Sinneszellen mit langen Nervenfortsätzen aus dem Randgebiet der unteren Wand im Querschnitt derselben. Vergrößerung 1100 mal.

Fig. 30. Sinneszelle aus der unteren pinealen Wand. Die Verzweigung des äußeren Fortsatzes (*P*). Vergrößerung 1100 mal.

Fig. 31. Drei (I, II und III) Sinneszellen aus dem dicksten Teil der unteren Wand der Endblase des Pinealorgans. I = plattenförmige Endigung des äußeren Fortsatzes, II und III = Formen der Endverzweigung des äußeren Fortsatzes. Vergrößerung 1100 mal.

Fig. 32 und 33. Sinneszellen aus der unteren Pinealwand nach dem totalen Präparat gezeichnet. Sie sind in Wirklichkeit länger. Vergrößerung 1100 mal.

Fig. 34. Sinneszelle aus der unteren Pinealwand mit kompliziertem Endbäumchen des äußeren Fortsatzes. Vergrößerung 1100 mal.

Fig. 35 und 36. Sinneszellen aus dem Randgebiet der unteren Pinealwand. *P* = äußerer Fortsatz der Zelle. Vergrößerung 1100 mal.

Fig. 37. Sinneszellen aus der Pellicula mit den gut entwickelten Endstücken, Endkappen und Neurofibrillen. Vergrößerung 1100 mal.

Fig. 38. Sinneszellen aus dem Randgebiet der Pellucida mit den varikösen Nervenfortsätzen. Vergrößerung 1100 mal.

Fig. 39. Sinneszellen der Pellucida nach dem totalen Präparat gezeichnet. Die Verbindung ihrer Neuriten zu Strängen. Z = sternförmiger Verbindungspunkt der Stränge. Vergrößerung 1100 mal.

Fig. 40. Stützzellen der Pellucida. O = obere Seite der Pellucida. Die Zellkörper sind nicht vollständig gefärbt. Vergrößerung 1100 mal.

Fig. 41. Zwei Stützzellen (I u. II) der Pellucida mit den sich spaltenden oberen Abschnitten. Vergrößerung 1100 mal.

Fig. 42. Stützzellen der Pellucida aus dem Randgebiet derselben. In einer Zelle ist eine große Vacuole sichtbar. Vergrößerung 1100 mal.

Fig. 43. Querschnitt der Pellucida mit den Stützzellen, welche die verschiedene Lage des Kerns demonstrieren. Vergrößerung 1100 mal.

Fig. 44. Stützzelle der Pellucida mit körnigem Protoplasma. Vergrößerung 1100 mal.

Sämtliche Zeichnungen sind Präparaten vom Pinealorgan beim erwachsenen *P. fluviatilis* entnommen. Die Präparate sind intra vitam mit Methylenblau gefärbt worden.

Tafel V.

Fig. 45. Querschnitt der unteren Wand der Endblase des Pinealorgans. Sublimat-Essigsäure, Eis.-Hämatoxylin. B = rote Blutkörperchen, C = Endknopf (deformiert), G = Ganglienzelle, K = Stiel des Endknopfes, W = Halbmondkörperchen, Mb = Halbmondkörperchen in den Sohlen der Pigmentzellen, N = Kern der Sinneszelle, Nb = Nebenkörper der basalen Zelle, O = Kuppen der Pigmentzellen, P = Pigmentzelle, Pi = Piaschicht, S = Sinneszelle, V = Blutgefäß. Vergrößerung 1000 mal.

Fig. 46. Querschnitt durch die untere Wand des Pinealorgans bei *P. fluviatilis*. Chromsäure-Formol-Essigsäure. Eis.-Hämatoxylin. B = basale Zelle, C = Endknopf, Ca = aufgelöster Endknopf, N = Kern der basalen Zelle, Nb = Nebenkörper, P = Pigmentzelle mit den Halbmondkörperchen, S = Sinneszelle. Vergrößerung 750 mal.

Fig. 47. Querschnitt durch die untere Wand des Pinealorgans bei *Ammocoetes*. FLEMMINGsche Flüssigkeit, Safranin-Lichtgrün. B = basale Zelle, N = Kern der basalen Zelle, Nb = Nebenkörper, M = Lipoidreiche Membran (gefaltet) des Endstückes, P = Pigmentzellen, G = Ganglienzelle. Vergrößerung 750 mal.

Fig. 48. Querschnitt durch die untere Wand des Pinealorgans von *Petromyzon fluv.* DUESBERGsche Flüssigkeit, Safranin-Lichtgrün. C = Endknopf, G = Ganglienzelle, K = Stiel des Endknopfes, P = Pigmentzelle, S = Sinneszelle. Vergrößerung 750 mal.

Fig. 49. Querschnitt durch die untere Wand des Pinealorgans von *P. fluviatilis*. FLEMMINGsche Flüssigkeit. Safranin-Lichtgrün. Endstücke der Sinneszellen. K = Stiel des Endstückes, C = Endknopf, M = Lamellen des Endknopfs, P = Kuppe der Pigmentzelle. Vergrößerung 2000 mal.

Fig. 50. Querschnitt durch die untere Wand des Pinealorgans von *P. fluviatilis*. ZENKERsche Flüssigkeit. K = Stiel des Endknopfes (der Endknopf selber ist aufgelöst), G = Ganglienzelle, P = Pigmentzelle, Pc = Sohlen der Pigment-

zellen, *S* = Sinneszelle, *X* = Schicht der seitlichen Fortsätze der Pigmentzellen. Vergrößerung 700 mal.

Fig. 51. Querschnitt durch die untere Pinealwand von *P. fluviatilis.* Alkohol-Formol. *C* = Endknopf, *K* = Stiel desselben, *G* = Ganglienzelle, *P* = Pigmentzelle, *S* = vacuolisierter Körper der Sinneszelle. Vergrößerung 700 mal.

Fig. 52. Querschnitt durch die untere Pinealwand von *P. fluviatilis.* Sublimat, Anilinblaufärbung nach MALLORY. *C* = Endknopf, *H* = Rest des Verbindungsstückes, welches der blauen Endkappe des Methylenblaupräparats (Fig. 31, *H*) entspricht. *P* = Pigmentzelle, *S* = Sinneszelle. Vergrößerung 750 mal.

Fig. 53. Querschnitt durch die Pellucida des Pinealorgans von *P. fluviatilis.* Sublimat, Eis.-Haematoxylin. *K* = Körper der Stützzelle, *R* = Rest des Verbindungsstückes, *So* = Sinneszelle (Endknopf). Vergrößerung 750 mal.

Fig. 54. Querschnitt der unteren Wand des Parapinealorgans von *P. fluviatilis.* MEVESsche Flüssigkeit, Färbung mit Anilinblau nach MALLORY. *C* = Endknopf der Sinneszelle, *F* = Bündel der Nervenfortsätze, quergeschnitten, *G* = Stützzellen, *X* = Stützzellen mit dem keilförmigen Kern. Vergrößerung 750 mal.

Fig. 55. Querschnitt der oberen Wand des Parapinealorgans bei *P. fluviatilis.* FLEMMINGsche Flüssigkeit, Safranin-Lichtgrün. *B* = basale Zelle, *X* = Kern der basalen Zelle, *Nb* = Nebenkörper, *K* = Körper der Stützzelle. Vergrößerung 750 mal.

Anatomische Untersuchungen an Collembolen.

Von

Günther Quiel.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Berlin.)

Mit Tafel VI und VII.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Die große Zahl der Arbeiten biologischen, faunistischen und anatomischen Inhalts über die einheimischen *Collembola* läßt es nicht sehr aussichtsvoll erscheinen, sich mit diesem Gegenstande zu beschäftigen. Ich ging deshalb nicht mit besonderen Hoffnungen an das Studium dieser Tiere. Wider Erwarten zeigte es sich indessen bei meinen Untersuchungen, die sich in anatomischer Beziehung zuerst auf eine einzige Art, *Orchesella cincta* (Linné), beschränkten, daß hier noch mancherlei einer gründlichen Bearbeitung harrt. So ergaben sich neue, mitunter recht interessante Tatsachen in bezug auf Biologie, Faunistik, Integument, Darmkanal, Fettkörper, Muskulatur, Exkretionsorgane und andres mehr.

Die in der vorliegenden Schrift enthaltenen Mitteilungen stellen eine erste Auslese aus diesen Ergebnissen dar. Das Wichtigste der-

selben schien mir die Auffindung der eigentümlichen, dem ventralen subepidermalen Fettkörper des Abdomens aufliegenden Syncytien zu sein. Bei der Darstellung ihre Lagebeziehungen zum Fettkörper ergab sich die Notwendigkeit, die Topographie eines Teiles des letzteren zu besprechen. Die hieran geknüpfte Beschreibung des furcalen Fettkörpers bedingte wiederum die Erörterung der manubrialen Muskulatur, wobei deren Funktion nicht unberücksichtigt bleiben sollte. Ferner führte die Deutung der Syncytien als Nephrocyten dazu, ein kurzes zusammenfassendes Kapitel über die Exkretionsorgane einzufügen.

Die vorliegende Arbeit kann lediglich als eine Vorarbeit betrachtet werden. Es liegt dies einmal darin begründet, daß im folgenden nur eine Art, eben *Orchesella cincta* (Linné), behandelt wird, während die bereits begonnenen Beobachtungen an andern Arten hier noch nicht verwertet werden; abgesehen davon aber bedarf, wie sich zeigen wird, der Stoff noch in zahlreichen Punkten der Ergänzung und genaueren Untersuchung.

Ausgeführt wurde die Arbeit im Zoologischen Institut der Universität Berlin. Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Regierungsrat Professor Dr. F. E. Schulze für Überlassung eines Arbeitsplatzes sowie der zahlreichen Hilfsmittel des Instituts aufrichtig zu danken. Zu großem Danke bin ich auch Herrn Professor Dr. P. Deegener und Herrn Dr. P. Schulze verpflichtet für die stets gern gewährte Hilfe und ihre zahlreichen Ratschläge bei Ausführung meiner Untersuchungen. Herr Dr. P. Schulze gab mir auch die Anregung zum Studium der *Collembola*.

Literatur.

Die über die hier behandelten Fragen bereits erschienene Literatur besonders zu besprechen, wäre zwecklos, teils weil diese Arbeit in keiner Beziehung monographischen, erschöpfenden Charakter trägt, teils weil über manches, wie z. B. die Syncytien, kaum Literatur vorhanden ist. Ich habe mich bemüht, in der Arbeit möglichst vollständig auf die Angaben früherer Autoren zurückzugreifen. Sollte trotzdem, was unvermeidlich sein dürfte, hie und da eine einschlägige Literaturstelle nicht herangezogen sein, so rechne ich umsomehr auf Nachsicht, als ich leider beim Studium der Literatur über *Collembola* wahrnehmen mußte, daß öfters infolge nachlässiger Literaturbenutzung Angaben über bereits bekannte Dinge in einer Form erscheinen, daß sie dem Unkundigen als neu gelten müssen.

Entsprechend dem schon betonten vorläufigen Charakter der Arbeit habe ich mich im allgemeinen auf Anführung der Literatur über *Apterygota* beschränkt, diejenige über *Pterygota* dagegen nur wenig herangezogen.

Material und Methode.

Die zur Untersuchung gebrauchten Exemplare von *Orchesella cincta* (Linné) wurden sämtlich in Berlin, von wo bereits Schäffer [96] die Art verzeichnet, im Garten des Zoologischen Instituts gesammelt; die Art war dort an feuchten Stellen unter Laub, zwischen Graswurzeln, in Vegetabilienhaufen usw. sehr gemein.

Zum Fange bediente ich mich eines Reagenzglases von 9 cm Länge und 1,5 cm Weite — größere Gläser sind unbequem zu handhaben — und eines kleinen Pinsels. Dem einzufangenden Tiere wurde die Öffnung des etwa wagerecht gehaltenen Glases vorgehalten, dann wurde das Tier durch Annäherung des trockenen Pinsels zum Springen veranlaßt. Bei einiger Übung gelingt es fast stets, das Tier auf diese Weise in das Reagenzglas zu bringen, aus dem man dann, nachdem man mehrere beisammen hat, die Tiere in größere Gefäße zum Lebendtransport oder auch unmittelbar in Konservierungs- bzw. Fixierungsflüssigkeiten schütten kann. Diese Fangmethode gewährleistet für bloß systematische Zwecke eine bessere Erhaltung der Tiere als »die Verwendung eines feinen Haarpinsels, welcher in Alkohol getaucht und mit welchem das zu fangende Tier erst bedeckt und dann von seiner Unterlage abgehoben wird« (Schäffer [98]), sie erscheint mir auch praktischer als »vorsichtiges Überstülpen kurzer Eprouvetten« (Prowazek [00]) und als die von Hoffmann [08] beschriebene merkwürdige Art des Fanges mit Hilfe eines auf den Erdboden gelegten schwarzen Wachstuches.

Der vorbereitende Charakter dieser Arbeit kommt auch in einer gewissen Einförmigkeit der angewandten Methoden zum Ausdruck. Ein Teil der Tiere wurde zur Lebendbeobachtung, zu Totalpräparaten usw. benutzt. Die meisten Resultate wurden indessen an Schnittserien gewonnen. Abgetötet wurde in der Fixierungsflüssigkeit, fixiert nach Carnoy in einem Gemisch von absolutem Alkohol, Eisessig und Chloroform im Verhältnis 6 : 1 : 3. Als Intermedien zwischen absolutem Alkohol und dem stets zum Einbetten benutzten Paraffin kamen Chloroform und Cedernholzöl zur Anwendung. »Bei Anwendung von Chloroform ist die vollständige Verdrängung des Alkohols nicht ganz leicht, die Objekte schwimmen nicht nur anfangs, sondern oft fast dauernd auf der Oberfläche« (Schuberg [10]). Das von Schuberg hiergegen empfohlene Untertauchen der Objekte mit Hilfe eines Kupferdraht-

siebes erwies sich als ungeeignet, da die Tiere infolge ihrer geringen Größe und gestreckten Gestalt sowie ihrer langen Extremitäten bald im Drahtsiebe hängen blieben, bald zwischen Glaswand und Sieb geklemmt wurden. Das Verfahren von SCHUBERG ist wohl für kompaktere, meist größere Objekte ohne bedeutendere Anhänge gedacht; so wurde es z. B. von BULLRICH [13] mit gutem Erfolge für *Cynipiden*-Larven angewandt. Ich half mir dadurch, daß ich das Chloroform mit den Tieren in gut verschlossenem Gefäße auf den Thermostaten setzte. Durch die Erwärmung von unten entstehen in der Flüssigkeit Strömungen, die einmal eine schnelle und gründliche Durchmischung von Chloroform und Alkoholspuren bewirken, außerdem aber die Objekte, wenn diese eine gewisse Größe nicht überschreiten, mit sich nehmen und mit immer neuem Chloroform in Berührung bringen. Auf diese Weise erreicht man in kurzer Zeit die Verdrängung des Alkohols.

Es wurden Transversal-, Sagittal- und Frontalschnitte in wechselnder Dicke (20, 15, 10, 7 μ) angefertigt. Geschnitten wurde unter Anwendung von Mastix-Kollodium; ich hatte es infolgedessen bei *Orchesella cincta* (Linné) nicht nötig, »zur Ausführung lückenloser Serien« »entweder ziemlich junge Tiere oder solche auszuwählen, die gerade erst gehäutet haben«, wie HOFFMANN [08], der ohne Mastix-Kollodium gearbeitet zu haben scheint, bei *Tomocerus plumbeus* (Linné), konnte vielmehr mit befriedigendem Erfolge wahllos schneiden. Aufgeklebt wurden die Schnitte mit Eiweißglycerin und Wasser, zur möglichsten Entfernung des Mastix-Kollodiums kamen sie aus Xylol zunächst in ein Gemisch von absolutem Alkohol und Äther im Verhältnis 1 : 1, dann erst in reinen absoluten Alkohol. Gefärbt wurde stets auf dem Objektträger in Alaunhämatoxylin nach DELAFIELD (GRENACHER), welches fast stets bis zur Rotfärbung mit Essigsäure angesäuert wurde (saures Hämatoxylin von BÜTSCHLI), nachgefärbt mit Pikrinsäure-Säurefuchsin nach VAN GIESON, eingeschlossen in Kanadabalsam.

Lage- und Richtungsbezeichnungen.

Hinsichtlich der im folgenden gebrauchten Lage- und Richtungsbezeichnungen genügt der Hinweis, daß ich mich tunlichst der von F. E. SCHULZE [08] definierten Termini bedient habe. Näherer Erläuterung bedarf nur deren Anwendung auf die Furcula.

SCHÄFFER [96] sagt: »Um Lageverhältnisse an der Furca zu bezeichnen, denke ich mir dieselbe nach hinten ausgestreckt. Die dann nach oben gekehrten Flächen nenne ich Oberseite (dorsal), die nach

unten gekehrten Unterseite (ventral)«. Zu dieser Bezeichnungsweise sah sich SCHÄFFER offenbar dadurch veranlaßt, daß die nach hinten ausgestreckte Furcula den Eindruck einer caudalen Fortsetzung des Abdomens macht, wenigstens bei den *Entomobryidae*; bei den *Achorutidae* ist dies in weit geringerem Maße der Fall. Selbstverständlich faßte SCHÄFFER die Furcula als einen aus einem Extremitätenpaar hervorgegangenen Ventralanhang des Abdomens auf, seine Vergleichung derselben mit einem Endanhange des Abdomens hingegen verfolgte nur praktische nomenklatorische Zwecke. Es ist aber nicht zu verkennen, daß SCHÄFFER sich hier einer Inkonsequenz schuldig macht, die meines Erachtens unbegründet ist. Wenn wir über die Natur der Furcula als eines abdominalen Ventralanhanges im klaren sind, so erscheint es doch als das natürlichste, bei Bezeichnung der Lagebeziehungen an ihr ebenso zu verfahren, wie wir es auch bei andern Ventralanhängen zu tun gewohnt sind. Die Orientierung der Furcula, nach der die Lagebezeichnungen zu wählen sind, ist demnach nicht parallel der Prinzipalachse des Körpers, wie SCHÄFFER will, sondern senkrecht zu ihr. Demnach ist SCHÄFFERS »Oberseite (dorsal)« als Hinterseite (caudal) und seine »Unterseite (ventral)« als Vorderseite (rostral) zu benennen. Hierdurch kommen die Lagebezeichnungen an der Furcula in Übereinstimmung mit denen am Ventraltubus und am Retinaculum. Die hier verteidigte Bezeichnungsweise befolgt auch WILLEM [99]; er denkt sich die Furcula »à demi étendue . . ., dans une position analogue à celle des pattes thoraciques«.

Topographie des abdominalen Fettkörpers.

Der Fettkörper der *Collembola* ist seit seiner ersten Erwähnung durch NICOLET [42] von LUBBOCK [62], v. OLFERS [62], TULLBERG [72], SOMMER [85], FERNALD [90], HEYMONS [97], WILLEM [99], PROWAZEK [00] und namentlich von PHILIPTSCHENKO [06] einer genaueren Untersuchung unterzogen worden. Bei PHILIPTSCHENKO findet sich auch eine Besprechung der Arbeiten seiner Voruntersucher.

Ich kann daher auf eine solche verzichten und möchte nur auf einen merkwürdigen Irrtum in der Schrift von v. OLFERS [62] hinweisen, der meines Wissens bisher unbeachtet geblieben ist. Dieser Autor schreibt (S. 12) bei Beschreibung des vermeintlichen Tracheensystems: »Tracheae filo spirali praeditae sunt, fasciculi subtiliores glomerulos frequentes efficiunt, qui glomeruli in continuitate esse videntur cum magnis saccis, inferiorem abdominis partem occupantibus, cellulosis vel spongiosis, aëre in vesiculas minimas diffuso refertis. Hi sacci

colore albo per abdominis integumenta cognosci possunt magnamque habent branchiarum aeriferarum, quas apud Oniscos invenimus, similitudinem. Hos quidem saccos etiam apud Poduras brachypodas vidi«. Die hier erwähnten, durch das Integument des Abdomens weißlich hindurchschimmernden Säcke sind nun in der Tat vorhanden, sie stellen indessen nicht Teile eines Tracheensystems, sondern die Harnzellen des Fettkörpers dar. Die vermeintlichen kleinen Luftbläschen in den Säcken sind nichts andres als die Uratkonkretionen. die im auffallenden Lichte ja weiß erscheinen.

Daß v. Olfers ([62] S. 16) »corpus adiposum« kurz beschreibt, spricht nicht gegen diese Auslegung; denn die angeblichen Luftsäcke entsprechen in ihrer Lage den ventralen Teilen des Fettkörpers, während das erwähnte »corpus adiposum« »in dorso ventriculi« liegen soll. Letztere Angabe macht es etwas zweifelhaft, welchen Teil des Fettkörpers v. Olfers als »corpus adiposum« angesprochen hat, da der subepidermale Fettkörper dorsal vom Mitteldarm sehr schwach ist und sein Nachweis mit den damaligen Hilfsmitteln sehr schwierig gewesen sein dürfte, die stärkeren »inneren Stränge« (Philiptschenko [06]) hingegen nicht dorsal, sondern seitlich vom Mitteldarm liegen, außerdem infolge ihrer vielen Harnzellen weiß durch die Haut schimmern und daher auch von v. Olfers für Luftsäcke gehalten worden sein dürften. Ob, wie Philiptschenko [06] annimmt, die granula minima von v. Olfers ([62] S. 16) Uratkonkretionen sind, möchte ich dahingestellt sein lassen; daß er sie obscura nennt, spricht jedenfalls nicht dafür, ebensowenig die meines Erachtens kaum anzuzweifelnde Feststellung, daß er die Uratkonkretionen gerade in den Teilen des Fettkörpers, wo sie am zahlreichsten sind, für Luftbläschen gehalten hat. Eine Lösung dieser Schwierigkeiten könnte in der Annahme gesucht werden, v. Olfers habe den Fettkörper mit den Konkretionen zweimal beschrieben, einmal in situ als Luftsack mit Luftbläschen, dann herauspräpariert als corpus adiposum mit den granula. Damit hätte man sich allerdings bereits in das Gebiet vager Spekulation begeben.

Ich will in dieser Arbeit nicht näher auf den in der Philiptschenkoschen Abhandlung gut dargelegten histologischen Bau des Fettkörpers eingehen.

Auch von der Topographie des Fettkörpers soll nur ein Teil behandelt werden, nämlich die Topographie des subepidermalen Fettkörpers der Ventralseite des Abdomens, einmal weil die Mitteilungen hierüber in der Literatur recht unvollständig und wenig klar sind,

dann aber weil die Kenntnis der hier vorliegenden Verhältnisse für die Besprechung der Lage der Nephrocyten wünschenswert erscheint. Über den subepidermalen Fettkörper der Dorsalseite des Abdomens wird eine kurze Bemerkung genügen. Im Anschluß hieran soll dann des Zusammenhanges der im Inneren des Abdomens gelegenen Fettkörperstränge mit der Epidermis gedacht werden.

Ich gebe zunächst eine Darstellung der betreffenden Bildungen bei *Orchesella cincta* (Linné) und werde dann die Befunde mit den spärlichen, über andre *Collembola* in der Literatur vorhandenen Angaben vergleichen.

Noch möchte ich bemerken, daß sich meine Mitteilungen im allgemeinen auf Tiere beziehen, die ganz oder fast ganz ausgewachsen sind, aber erst mäßig entwickelte Gonaden haben, also auf ein Altersstadium, in dem der Fettkörper seine stärkste Ausdehnung aufweist. Ich hoffe, in einer späteren Arbeit in andrem Zusammenhange zeigen zu können, daß es zweckmäßig und berechtigt ist, für vergleichend-anatomische Untersuchungen des Fettkörpers der *Collembola* von dem erwähnten Altersstadium und nicht von dem völlig geschlechtsreifen Tiere auszugehen.

Der subepidermale Fettkörper ist bei *Orchesella cincta* (Linné) »besonders an der ventralen Fläche des Abdomens« stark entwickelt, wie es SOMMER [85] auch für *Macrotoma plumbea* (Linné) angibt. Am bequemsten ist seine Anordnung in dieser Gegend auf Transversalschnitten (Taf. VI, Fig. 1, 2, 3, 4) zu verfolgen, da er sich aus einer Anzahl von Längssträngen zusammensetzt, deren Verlauf durch Kombination ihrer Querschnittsbilder auf den einzelnen Schnitten leicht festzustellen ist.

Ein Transversalschnitt durch die caudale Hälfte des 1. Abdominalsegments (Fig. 1) zeigt — abgesehen von den fast ganz im Körperinnern liegenden, nur wenig mit dem Integument in später näher zu besprechender Weise in Verbindung stehenden Strängen (Fig. 1 *inn*) — zunächst 2 Längsstränge (Fig. 1 *lat*), welche sich rechts und links der ventralen Hälfte der Seitenwände des Körpers anschmiegen; diese sollen als Lateralstränge bezeichnet werden. Zwar sind ihre Spuren rostrad in den Thorax verfolgbar, wo sie mancherlei Komplikationen, wie Spaltungen in kleinere Stränge, Vorsprünge in die Körperhöhle usw. erfahren: da sie indessen im rostralen Teile des 1. Abdominalsegments an Stärke fast bis zu völligem Schwunde abnehmen und dann im caudalen Teile desselben Segmentes plötzlich wieder anschwellen, um caudad in zwar wechselnder, aber doch immer ansehnlicher Stärke zu

verlaufen, kann man ihren im Abdomen gelegenen Abschnitt als ein geschlossenes Ganzes auffassen.

Außer den Lateralsträngen ist noch eine unpaare ventrale Fettkörpermasse zu beobachten. Diese nimmt ihren Ausgang von dem großen, dem proximalen Teile der Caudalwand des Ventraltubus anliegenden Fettkörperklumpen, der sich bei WILLEM [01] für *Orchesella cincta* (Linné) ([01] Taf. 23 Fig. 10 *a*), sowie für *Orchesella rufescens* (Wulfen) ([01] Taf. 23 Fig. 11 *a*) und bei HOFFMANN ([04] Fig. 9 *x*) für *Tomocerus plumbeus* (Linné) abgebildet findet; HOFFMANN bezeichnet ihn und einen entsprechend gelegenen, aber schwächeren Fettkörperteil ([04] Fig. 9 *y*) an der Rostralwand des Ventraltubus als »die medianen Zellwülste des Tubus« und spricht diesen »Zellpolstern« eine hohe Bedeutung für die Mechanik des Ventraltubus zu, erwähnt indessen ihre Zugehörigkeit zum Fettkörper nicht.

Von jenem Fettkörperklumpen also erstreckt sich caudad ein breiter, die Mitte der Ventralseite einnehmender und mehr oder weniger weit laterad ausladender Fettkörperstreifen, der schon bald eine Gliederung in zwei oder, wenn man will, drei Abschnitte erkennen läßt, nämlich zwei seitliche Längswülste (Taf. VI, Fig. 1 *ventr*) und einen unpaaren, aber meist eine untergeordnete Rolle spielenden Mittelteil (Taf. VI, Fig. 1 *med*). Diese Bildungen sollen im folgenden als Ventralstränge bzw. Medialstrang bezeichnet werden.

Der in der geschilderten Weise aus den beiden Lateralsträngen, den beiden Ventralsträngen und dem Medialstrang bestehende subepidermale Fettkörper der Ventralseite des Abdomens zeigt nun, wenn wir seine Ausbildung caudad verfolgen, ein recht wechselndes Verhalten.

Der schon zu Anfang recht flache Medialstrang nimmt schnell an Höhe ab und verschwindet bei manchen Individuen stellenweise fast ganz, auf diese Weise die Ventralstränge beinahe voneinander isolierend, wird dann aber allmählich wieder stärker (Taf. VI, Fig. 2 *med*). Er bleibt aber bedeutungslos, da er durch die starke Ausdehnung, welche die Ventralstränge (Taf. VI, Fig. 2 *ventr*) nach der Medianebene zu erfahren, stark beengt und in seiner Ausbildung behindert wird.

Zugleich mit dieser Zunahme der Ventralstränge, die sich auch in ihrer wachsenden Dicke äußert, zeigt sich eine starke Entfaltung der Lateralstränge (Taf. VI, Fig. 2 *lat*), welche weniger in einer Vergrößerung ihrer Höhe, als vielmehr in einer zunächst ventrad, später auch weit dorsad ausgreifenden Verbreiterung ihrer Basalfläche an der Epidermis zum Ausdruck kommt. Es bleiben aber hierbei die dorsad gelegenen

Partien der Lateralstränge flach, so daß die Achse ihrer Masse immer der Ventralfläche genähert verläuft.

Die Folge dieser Ausdehnung der Ventral- und Lateralstränge ist ihre schließliche Vereinigung zu einer zusammenhängenden Masse (Taf. VI, Fig. 2 *med* + *ventr* + *lat*), welche die Körperwandung ventral und lateral auskleidet und nur durch den Durchtritt der dorsiventralen Muskeln unterbrochen wird. Diese Masse läßt indessen stets mehr oder minder deutlich, je nach der größeren oder geringeren Tiefe der Einschnitte zwischen den Komponenten, eine Gliederung in einen flachen, sehr schmalen Mittelteil (Fig. 2 *med*), der dem Medialstrang angehört, die beiden in die Körperhöhle wulstig vortretenden Ventralstränge (Fig. 2 *ventr*) und die breiten, nicht sehr hohen, seitlichen, von den Lateralsträngen (Fig. 2 *lat*) gebildeten Partien erkennen.

Die Ventralstränge bilden weiter caudad zum Teil sehr stark in das Körperinnere vorragende Wülste, die mitunter so mächtig entwickelt sind, daß sie über dem Medialstrang in der Medianebene des Körpers mit breiter Fläche aneinanderstoßen. Eine ähnliche Ausbildung können die Ventralstränge übrigens auch in ihrem Anfangsteile hinter dem Ventraltubus zeigen.

Im 3. Abdominalsegment ändert sich das Bild (Taf. VI, Fig. 3), insofern hier ein Ausgleich in der Höhe der verschiedenen Komponenten stattfindet; die Ventralstränge (Fig. 3 *ventr*) treten nicht mehr wulstig hervor, während der bisher flache Medialstrang (Fig. 3 *med*) sich erhöht und stellenweise sogar wenig, aber doch deutlich das Niveau der Ventralstränge überragt. Gleichzeitig tritt eine Konzentration des subepidermalen Fettkörpers nach der Ventralseite ein, indem die dorsale Ausdehnung der Lateralstränge (Fig. 3 *lat*) geringer wird. In der so gekennzeichneten Region liegt das Retinaculum.

Der Bau des weiter hinten gelegenen Fettkörperteils bietet wenig Interesse; es sei nur kurz bemerkt, daß caudad vom Retinaculum die bisher zusammenhängende Masse allmählich in zwei Teile gespalten wird (Taf. VI, Fig. 4), indem sich in dieselbe die breite, tiefe, zur Aufnahme der Furcula im Ruhezustande bestimmte Furche (Fig. 4 *vf*) in der ventralen Mittellinie dorsad einkeilt und sie dadurch dextrad und sinistrad in die beiden lateralen Längsfalten des Integuments auseinanderdrängt. Diese beiden so entstandenen Teile zeigen zunächst noch mehr oder minder deutlich eine Gliederung in je drei Längsstränge, nämlich in laterimedialer Reihenfolge einen stark ausgebildeten an der lateralen Faltenwand (Fig. 4 *lat*), einen ebensolchen in der Faltenfirste (Fig. 4 *ventr*) und einen schwächeren an der medialen Faltenwand (Fig. 4 *med*),

die anscheinend auf einen der beiden Lateralstränge, einen der beiden Ventralstränge und eine Hälfte des durch die Spaltung ebenfalls zu einem paarigen Gebilde gewordenen Medialstranges zurückzuführen sind, weiter caudad indessen verwischt sich diese Gliederung mehr und mehr, die Stränge werden immer einheitlicher und zugleich flacher, um schließlich kurz vor dem Ansatz der Furculabasis ihr Ende zu finden.

Im Gegensatz zu diesem reich gegliederten und stark entwickelten ventralen subepidermalen Fettkörper ist der dorsale (Taf. VI, Fig. 1, 2, 4 *dors*) im Abdomen sehr schwach ausgebildet. Er stellt einen flachen Belag der Innenseite der Epidermis zu beiden Seiten der dorsalen Mittellinie dar, der in seiner Dicke etwas variiert, an einzelnen Stellen wohl auch vollkommen fehlt (Taf. VI, Fig. 3). Seine Ausdehnung laterad ist gering. Eine Gliederung läßt er nur insofern erkennen, als er oft (Fig. 1, 2 *dors*) in der Medianlinie dünner ist als seitlich von ihr, indem sich dort das Rückengefäß (Fig. 1, 2 *rg*) dorsad vorwölbt.

Um die im vorhergehenden beschriebenen Verhältnisse mit den Angaben in der Literatur vergleichen zu können, muß vorerst noch auf den Zusammenhang der im Innern des Abdomens gelegenen Fettkörperstränge (Fig. 1, 2, 3, 4 *inn*) mit dem Integument eingegangen werden, da dieser Zusammenhang, wie sich zeigen wird, für die Homologisierung der Fettkörperteile bei verschiedenen Arten von Wichtigkeit erscheint.

Diese Stränge, die von Tullberg [72] als »urinrörens«, von Sommer [85] als »Exkretionsorgane« und später von Philiptschenko [06] als die »inneren Stränge« beschrieben wurden, mögen zusammenfassend mit einem Wort Innenstränge heißen, gegenüber den oben behandelten Subepidermalsträngen, die dem entsprechen, was Sommer »retikuläre Schicht« und Philiptschenko »periphere subhypodermale Schicht« nannten. Die Anordnung der Innenstränge selbst soll nur, soweit es zu gedachtem Zwecke unbedingt nötig ist, erörtert werden.

Die distad entsandten Ausläufer der Innenstränge, durch die diese mit der Epidermis in Berührung treten, sind, wie auch die Innenstränge selbst, im Abdomen paarig angeordnet.

Es lassen sich jederseits vier, im ganzen also acht solcher Ausläufer und demnach ebenso viele Berührungsstellen beobachten. Diese vier Paare von Verbindungen verteilen sich so auf die Abdominalsegmente, daß je ein Paar auf das 1., 2., 3. und 4. Segment kommt. Da die Innenstränge in das 5. Segment höchstens noch mit ihren dünnen Endzipfeln, in das 6. überhaupt nicht mehr hineinragen, fehlen in die-

sen beiden letzten Segmenten natürlich auch die Verbindungen mit dem Integument.

Die Verbindungen des 1., 2. und 3. Segments finden sich dorsal, die des 4. dagegen ventrilateral. Wenn schon durch diesen Umstand die Verbindungen in den drei ersten Segmenten gegen die im 4. sich abheben, so läßt sich zeigen, daß sie nicht bloß noch in andrer Weise übereinstimmend von diesen sich unterscheiden, sondern auch untereinander eine engere Zusammengehörigkeit erkennen lassen.

Die drei Paare von Ausläufern, die die Verbindungen in den drei ersten Segmenten herstellen, gehen von den Innensträngen rechtwinklig zu deren Längsachse dorsad ab. Sie sind außerdem ein wenig laterad gerichtet, so daß jedes Paar nach dem Rücken etwas auseinanderweicht (Taf. VI, Fig. 1 *dvb*).

Alle drei Paare stellen übereinstimmend den Konnex mit der Epidermis dadurch her, daß sie jederseits durch die schmalen, in der Längsrichtung des Körpers verlaufenden Spalten hindurchtreten, die die Längsmuskelbündel (Fig. 1 *läm*) der Dorsalseite zwischen sich lassen. Da diese beiden Spalten entsprechend der vom 1. zum 3. zunehmenden Breite der Segmente caudad etwas divergieren, so müssen natürlich auch die Entfernungen, welche die Fußpunkte eines jeden Paares an der Epidermis voneinander trennen, vom 1. zum 3. Paare etwas größer werden.

Alle Dorsalverbindungen sind auf die rostrale Hälfte der Segmente beschränkt, können sich aber hier mehr oder weniger weit in der Längsrichtung der Spalten ausdehnen.

Diese Spalten dienen nun auch in jedem Segmente jederseits zwei Muskelzügen zum Durchtritt. Der eine von ihnen (Taf. VI, Fig. 2 *drm*) läuft von der hinteren Segmentgrenze ventrirostrad, der andre (Taf. VI, Fig. 1 *drm*) setzt vor der Mitte des Segments an der Dorsalseite an und ist ventrad gerichtet. Ersterer entspricht nach seiner Lage etwa den von Lubbock ([70] Taf. 46 Fig. 18, [73] Taf. 59) im 3. Abdominalsegmente bei (*Choreutes* =) *Tomocerus longicornis* (Müller) mit 8 und 9, letzterer den ebenda mit 6 und 7 bezeichneten Muskeln. Beide Muskeln sind im 1., 2. und 3. Abdominalsegment ganz in gleicher Weise ausgebildet und erzeugen daher auf Sagittalschnitten das Bild einer Zickzacklinie, wovon Lubbocks eben angezogene Zeichnungen für das 2. und 3. Segment eine Vorstellung geben. Die dorsalen Teile dieser Muskeln sind anscheinend auch auf der Zeichnung Prowazeks ([00] Taf. 2 (23) Fig. 59) für *Isotoma grisea* Lubbock zur Darstellung gekommen.

Wie aus dem Gesagten hervorgeht, gewinnen die Ausläufer der

Innenstränge (Taf. VI, Fig. 1 *dvb*) und der an zweiter Stelle angeführte, ventrad gerichtete Muskelzug (Fig. 1 *dvm*) die Verbindung mit dem dorsalen Integument (Fig. 1 *cu* + *ep*) in übereinstimmender Weise, indem sie durch die dorsalen Spalten zwischen den Längsmuskeln (Fig. 1 *läm*) in der rostralen Hälfte der Segmente hindurchtreten. Da jeder Muskelzug die ganze Breite der schmalen Spalte ausfüllt, trennt er gewöhnlich die Berührungsfläche des Fettkörperausläufers mit der Epidermis in zwei Teile, einen rostrad und einen caudad von seinem Ansatz an die Cuticula liegenden.

Aus der gleichen Anordnung der drei Verbindungspaare in den drei vorderen Abdominalsegmenten, insbesondere aus ihrer Lagebeziehung zu den homodynamen Dorsiventralmuskeln dieser Segmente erhellt deutlich, daß diese Verbindungspaare untereinander ebenfalls homodynam sind, daß sie mithin die Segmentierung der Innenstränge im Abdomen bekunden. Philiptschenko [06] sagt darüber: »Diese Segmentierung äußert sich für gewöhnlich darin, daß diese Stränge entweder am Anfang und am Ende des Segments mit dem peripheren Fettkörper in Verbindung treten, während sie in dessen mittlerem Abschnitt frei verlaufen, oder aber dadurch, daß ein derartiger Zusammenhang an der dorsalen Seite gewöhnlich nur im vorderen Teil des Segments vorhanden ist, im hinteren Teil desselben jedoch fehlt: überhaupt ist eine gewisse Wiederholung in der Anordnung des Fettkörpers nach den Segmenten zu konstatieren«.

Die Verhältnisse bei *Orchesella cincta* (Linné) entsprechen demnach Philiptschenkos zweitem Typus. Philiptschenko selbst hat keine Angaben über das Vorkommen der beiden Typen bei den einzelnen Arten gemacht. Indessen kann man auf Grund einer seiner Figuren ([06] Taf. 17 Fig. 3) vermuten, daß *Neanura muscorum* (Templeton) mit bezug auf die dorsalen Verbindungen sich ähnlich verhält wie *Orchesella cincta* (Linné). Der abgebildete Sagittalschnitt zeigt nämlich an der Dorsalseite des Abdomens der Epidermis angelagerte Fettkörperteile nur in den drei ersten Segmenten des Abdomens. Diesen drei ventrad deutlich vorspringenden Teilen entsprechen am Innenstrange drei Vorwölbungen, die nun aber im 1. und 2. Segment die ihnen entgegenkommenden dorsalen Teile nicht erreichen, während im 3. eine Vereinigung zustande kommt. Danach würde sich *Neanura muscorum* (Templeton) von *Orchesella cincta* (Linné) durch das Fehlen von Dorsalverbindungen im 1. und 2. Abdominalsegment unterscheiden.

Nun nehmen aber bei *Orchesella cincta* (Linné) die Transversalabstände der Dorsalverbindungen, wie oben erwähnt wurde, vom 3.

zum 1. Abdominalsegment ein wenig ab; daher braucht ein genauer Sagittalschnitt, der die Verbindungen des 3. Segments trifft, die des 2. und 1. nicht zu treffen.

Nehmen wir die rostrad konvergierende Anordnung der Dorsalverbindungen auch für *Neanura muscorum* (Templeton) an, so läßt sich das Fehlen der Dorsalverbindungen des 1. und 2. Abdominalsegments auf PHILIPTSCHENKOS Zeichnung einfach dadurch erklären, daß sie nicht angeschnitten sind, sondern mediad von dem abgebildeten Sagittalschnitte liegen, eine Erklärung, zu deren Gunsten auch das bereits erwähnte Vorhandensein einander entgegenstrebender Vorwölbungen der dorsalen und der inneren Fettkörperteile spricht.

In diesem Falle würden also *Neanura muscorum* (Templeton) und *Orchesella cincta* (Linné) darin übereinstimmen, daß die Innenstränge des Fettkörpers im 1., 2. und 3. Abdominalsegmente je ein Paar Ausläufer an die dorsale Epidermis entsenden, daß diese drei Ausläuferpaare homodynam sind, daß endlich dorsale Ausläufer im 4., 5. und 6. Abdominalsegment fehlen.

Eine von den besprochenen dorsalen Ausläufern in den drei vorderen Adominalsegmenten gänzlich verschiedene, mit ihnen in keiner morphologischen Beziehung stehende Bildung ist nun die ventrilaterale Verbindung zwischen Innen- und Subepidermalsträngen im 4. Segmente. Diese kommt nicht durch in rechtem Winkel abgehende Seitenzweige der Innenstränge zustande, wie jene, vielmehr durch eine Teilung der Innenstränge, die sich schon im 3. Segment (Taf. VI, Fig. 3) vorbereitet.

Der Innenstrang (Taf. VI, Fig. 3 *inn*) jeder Seite spaltet sich in zwei Teilstränge; einer von diesen (Taf. VI, Fig. 4 *inn*) verläuft caudad parallel dem Darm als geradlinige Fortsetzung des ungeteilten Abschnitts der Innenstränge und endigt, wie schon oben gesagt, nach allmählicher konischer Verschmälerung zu Anfang des 5. Segmentes, der andre (Fig. 4 *vvb*) dagegen entfernt sich ventrilaterad von der Prinzipalachse des Körpers. Dieser letztere Teilstrang nun tritt im 4. Segmente mit schmaler Basis an die Epidermis dorsal von den Lateralsträngen (Fig. 4 *lat*), an die er sich dabei breit anlegt, um mit ihnen zunächst an der Basis, weiter caudad aber an der ganzen Berührungsfläche zu verschmelzen, ohne indessen eine dauernde Verstärkung derselben hervorzurufen.

Die abdominalen ventralen Subepidermalstränge stehen bei *Orchesella cincta* (Linné) nur an dieser einzigen Stelle im 4. Abdominalsegment mit den Innensträngen in Verbindung, und zwar durch Vermittlung der Lateralstränge.

Nachdem im vorhergehenden die Beziehungen zwischen den subepidermalen und den inneren Fettkörperbildungen auseinandergesetzt worden sind, ist es angezeigt, auf die wenigen Angaben der Literatur über den Gegenstand einzugehen. Die Mitteilungen von PHILIPTSCHENKO [06] über die Dorsalverbindungen habe ich bereits besprochen: genaueres über diese vermißt man bei den sonstigen Autoren.

Ganz unbestimmt sind die Bemerkungen von FERNALD [90] über den abdominalen Fettkörper bei *Anurida maritima* (Guérin); er sagt: »In the abdomen the limits of the fat body are more indefinite and it seems to occupy the greater part of the body cavity, attaching itself at many points to the hypodermis«. »In the first abdominal segment it consists of a large mass lying on each side of the gut, and pressing against it, but having no prolongations to the outer surface of the body«. Aus diesen Sätzen ist nur so viel zu entnehmen, daß *Anurida maritima* (Guérin) dadurch von *Orchesella cincta* (Linné) abweicht, daß ihr die Dorsalverbindung im 1. Abdominalsegment fehlt.

Auch PROWAZEK [00] beschränkt sich auf die kurze Bemerkung über das »reticuläre Gewebe«: »Bei der *Isotoma* hat es keine so charakteristische, wenn auch gut ausgeprägte Anordnung wie bei der *Macrotoma*, die in dieser Hinsicht wiederum mehr dem *Achorutes* ähnelt, denn hier sondert es sich auf der Ventralseite vornehmlich in drei Teile und springt in der Gegend des Enddarmes in ganz auffallender Weise von den Gegenseiten zapfenartig weit vor«. Immerhin lassen sich hieran schon etwas weitergehende Vermutungen knüpfen. Bei *Achorutes viaticus* Tullberg — denn dies ist die von PROWAZEK untersuchte Art — könnten die erwähnten drei Teile vielleicht die beiden Lateralstränge und die durch die beiden Ventralstränge und den Medialstrang gebildete Masse darstellen, und es könnten ferner die zapfenartigen Vorsprünge der stark wulstig entwickelten Partie der Ventralstränge (Fig. 2 *ventr*) bei *Orchesella cincta* (Linné) entsprechen, welche allerdings bei dieser Art nicht, wie PROWAZEK für jene angibt, in der Gegend des Enddarmes, sondern in der des Mitteldarmes (Fig. 2 *md*) liegt. Wenn schon durch letzterwähnten Umstand diese Homologien unsicher werden, so ergeben sich weitere Bedenken und Schwierigkeiten daraus, daß PROWAZEK *Macrotoma* zum Vergleiche heranzieht, die von SOMMER [85] untersucht wurde.

SOMMER [85] erwähnt für *Macrotoma plumbea* (Linné) im Texte zwar lediglich die Tatsache des Zusammenhangs der reticulären Schicht mit den Excretionsorganen, bildet aber ([85] Taf. 34 Fig. 5, 6) zwei »Querschnitte durch das Tier aus dem mittleren Teile des Abdomen«

ab und bemerkt dazu in seiner Erklärung der Abbildungen: »*R'*, wulstförmige Körper zu beiden Seiten des Darmes verlaufend mit Konkretionen, in Fig. 5 den Zusammenhang mit der am Integument liegenden retikulären Schicht (*R*) zeigend«. In der Tat sieht man auf dem einen Schnitte ([85] Taf. 34 Fig. 5 *R*) zwei große Vorsprünge des reticulären Gewebes von der Ventralseite an die lateralen Wände des Mitteldarmes aufsteigen: auf dem andern Schnitte ([85] Taf. 34 Fig. 6 R^1) befinden sich an der Stelle der Dorsalenden dieser Vorsprünge die Querschnitte der Excretionsorgane, die hier keinen Zusammenhang mit dem reticulären Gewebe zeigen, ebenso wie dieses auch keine Vorsprünge erkennen läßt.

Nun könnte man erstens im Hinblick auf PROWAZEKS [00] oben zitierte Äußerung annehmen, dieser halte die zapfenartigen Vorsprünge bei *Achorutes viaticus* Tullberg für Homologa der von SOMMER [85] für *Macrotoma plumbea* (Linné) dargestellten Vorsprünge und hätte bei der ersteren Art einen ebensolchen Zusammenhang zwischen Innen- und Subepidermalsträngen beobachtet, wie SOMMER bei der letzteren, eine Annahme, die, wie die Vergleichung der Verhältnisse von *Orchesella cincta* (Linné) und *Macrotoma plumbea* (Linné) zeigen wird, die oben versuchte Homologisierung der Fettkörperteile bei *Orchesella cincta* (Linné) und *Achorutes viaticus* Tullberg recht zweifelhaft machen würde, gegen die aber wieder wie dort der Umstand spricht, daß PROWAZEK [00] die zapfenartigen Vorsprünge in die Enddarmgegend verlegt, SOMMERS Abbildung ([85] Taf. 34 Fig. 5) aber einen Mitteldarmquerschnitt zeigt.

Man könnte zweitens daran denken, die von SOMMER [85] bei *Macrotoma plumbea* (Linné) beobachteten Vorsprünge mit der wulstigen Partie der Ventralstränge (Fig. 2 *ventr*) von *Orchesella cincta* (Linné) zu homologisieren, da beide in ihrer Lage im »mittleren Teile des Abdomen« in der Mitteldarmregion übereinstimmen: dann würde sich aber daraus eine Schwierigkeit ergeben, daß in diesem Falle die Innenstränge bei *Macrotoma plumbea* (Linné) im »mittleren Teile des Abdomen« eine ventrale Verbindung mit den Subepidermalsträngen, und zwar den Ventralsträngen zeigen würden, während bei *Orchesella cincta* (Linné) nur eine ventrilaterale Verbindung (Fig. 4 *vvb*) hinter der Mitte des Abdomens im 4. Segmente besteht, überdies nicht mit den Ventralsträngen, sondern mit den Lateralsträngen (Fig. 4 *lat*).

Man kann das Gesagte wohl dahin zusammenfassen, daß eine Homologie der zapfenartigen Vorsprünge PROWAZEKS [00] bei *Achorutes viaticus* Tullberg und der von SOMMER [85] für *Macrotoma plumbea*

(Linné) abgebildeten Vorsprünge weder untereinander noch mit der wulstigen Partie der Ventralstränge bei *Orchesella cincta* (Linné) mit einiger Sicherheit angenommen werden kann.

Fettkörper und Muskulatur der Furcula.

Wie oben gesagt, enden die ventralen Subepidermalstränge des Abdomens vor der Furculabasis. Der subepidermale Fettkörper des Abdomens steht demnach mit dem Fettkörper der Furcula in keiner Verbindung; letzterer stellt vielmehr topographisch ein selbständiges Gebilde dar, das in der Hauptsache im Manubrium liegt, während in den Dentes nur schwache Andeutungen subepidermalen Fettgewebes sich finden, die im folgenden nicht berücksichtigt werden sollen.

Die Anordnung des manubrialen Fettkörpers ist nun bedingt durch die im Manubrium vorhandenen Muskeln. Ich muß daher nähere Mitteilungen über diese hier einschieben und knüpfe daran Bemerkungen über ihre mutmaßliche Funktion, die hier ihren Platz finden mögen, wenn ich auch eine zusammenhängende Darstellung der Mechanik der Furcula in dieser Arbeit noch nicht geben will.

Zunächst sei bemerkt, daß alle Muskeln des Manubriums vollständig in diesem liegen. Die ganz allgemein gehaltene Angabe von Haase [89], daß in das »Basalstück (Manubrium) der Sprunggabel« »starke Muskelzüge hineintreten«, ist daher wenigstens für *Orchesella cincta* (Linné) unrichtig. Haase wiederholt damit übrigens nur eine offenbar falsche Mitteilung bei v. Olfers [62], der von »duobus fasciculis musculorum, in dentibus insertis, per manubrium ad dorsum animalculi, distentis« spricht. Auch für *Orchesella cincta* (Linné) zutreffend sind dagegen Haases [89] Bemerkungen: »Bei keiner der untersuchten Formen treten Muskeln in die Arme hinein; so sind auch die Gabelspitzen (Mucrones) unbeweglich«, d. h. nicht willkürlich beweglich gegen die von Haase als »Arme« bezeichneten Dentes.

Das Manubrium wird nun in seiner ganzen Ausdehnung von einem Paare von Längsmuskeln (Taf. VI, Fig. 5, 6, 7, 8, 9, 10 *lm*) durchzogen, die überall seiner caudalen — man beachte das oben über Lagebezeichnungen an der Furcula Gesagte — Wandung innen anliegen. Diese Längsmuskeln setzen am proximalen Teile der Caudalwand jederseits der Mittellinie nebeneinander an (Taf. VI, Fig. 10 *lmbs*) und verlaufen dann auch distad zunächst (Taf. VI, Fig. 10, 9, 8, 7 *lm*) parallel nebeneinander als ansehnliche Muskeln bis etwa zur Mitte des Manubriums (Fig. 10 *man*). Von hier aus divergieren sie dann (Fig. 6, 5 *lm*), um ein

wenig proximad von der Basis der Dentes an den schmalen Lateralflächen des Manubriums zu inserieren. Diese divergierenden Abschnitte der Muskeln verjüngen sich distad allmählich.

Diese Längsmuskeln des Manubriums von *Orchesella cincta* (Linné) sind sicherlich homolog den von LUBBOCK [70, 73] für *Sminthurus fuscus* (Linné) angegebenen Manubrialmuskeln. LUBBOCK ([70] Taf. 45 Fig. 11 *st*, [73] Taf. 57 *st*) bildet nur den rechtsseitigen Muskel ab; seine Zeichnung läßt erkennen, daß der Muskel von *Sminthurus fuscus* (Linné) in bezug auf Lage, Verlauf und Insertionsstellen sich ganz ähnlich dem oben beschriebenen von *Orchesella cincta* (Linné) verhält.

WILLEM [99] führt den in Rede stehenden paarigen Muskel als »muscle (intrafémoral) raidisseur du tibia«, »muscle divaricateur du ramus«, »muscle écarteur de la branche de la furca« auf und gibt für *Isotoma viridis* (Bourlet) ([99] Taf. 8 Fig. 2) und *Sminthurus fuscus* (Linné) ([99] Taf. 12 Fig. 8) Abbildungen.

Die von PROWAZEK [00], der eine »etwas schematisierte Darstellung der wichtigsten Muskeln des Abdomens der *Isotoma* « *grisea* Lubbock gibt ([00] Taf. 2 (23) Fig. 59), abgebildeten manubrialen Längsmuskeln, welche weder nach ihrer Lage noch nach ihrer Anzahl mit denen von *Orchesella cincta* (Linné) und *Sminthurus fuscus* (Linné) übereinstimmen, will ich hier nicht zum Vergleiche heranziehen, da es sehr zweifelhaft erscheint, ob PROWAZEKS nicht sehr genau angefertigte, im Texte gar nicht erwähnte Zeichnung die Verhältnisse zutreffend wiedergibt.

Dagegen möchte ich die eben schon erwähnten duo fasciculi musculorum bei v. OLFERS [62] mit den manubrialen Längsmuskeln identifizieren. v. OLFERS begeht jedoch einen doppelten Irrtum, einmal indem er die Muskeln aus dem Manubrium heraustreten und am Rücken inserieren läßt, dann indem er meint, sie hülfen bei der »extensio« der Furcula.

Über die wirkliche Funktion des manubrialen Längsmuskels bei *Sminthurus fuscus* (Linné) sagt bereits LUBBOCK [70, 73]: »This is a small muscle which moves the second segment of the spring«. In demselben Sinne äußert sich HAASE [89]: »Die Arme werden jederseits durch eine starke, das Manubrium durchziehende Muskelmasse bewegt«. Nähere Angaben vermißt man bei beiden Autoren. Auch WILLEM [99] beschränkt sich darauf, durch die Namengebung die Funktion der Muskeln anzudeuten.

Auch bei *Orchesella cincta* (Linné) dürfte die Aufgabe dieser Muskeln in der mittelbaren Bewegung der Dentes bestehen, und zwar

hat man sich ihre Wirkungsweise etwa folgendermaßen vorzustellen (Taf. VI, Fig. 11):

Da die Insertionsstellen der Muskeln sämtlich im Manubrium liegen, so kann natürlich durch ihre Kontraktion unmittelbar nur eine Bewegung der Teile des Manubriums gegeneinander bewirkt werden. Diese wird darin bestehen, daß die Distalecken der vom Manubrium (Fig. 11 *man*) dargestellten »viereckigen Platte« (HAASE [89]) gleichzeitig der Basis und der Längsachse desselben genähert werden. Dieser proximad und mediad gerichteten Bewegung muß nun jederseits der laterale Teil der Basen der Dentes (Fig. 11 *dentes*) folgen, die medialen Teile der beiden Densbasen dagegen behalten ihre Stellung bei oder werden (Fig. 11) sogar durch die Bewegung der lateralen Teile gezwungen, sich in der Medianebene distad zu verschieben, zwei Möglichkeiten, die für das Endresultat der ganzen Bewegung auf dasselbe hinauslaufen.

Dieses Endresultat (Fig. 11) ist eine laterad gerichtete Drehung der Dentes um ihre Basen in ihrer gemeinsamen Ebene oder, anders ausgedrückt, eine Vergrößerung der Entfernung der Dentes voneinander, deren Betrag distad proportional dem Abstande von der Densbasis, an der er gleich Null ist, wächst, am größten also am Distalende der Dentes oder vielmehr der mit den Dentes als Ganzes bewegten Mucrones ist.

Um über den Zweck dieser Drehbewegung ins klare zu kommen, muß man sich die gewöhnliche Lage der Furcula vergegenwärtigen. Diese schildert unter andern Autoren (NICOLET [42], WILLEM [99]) z. B. HAASE [89] mit den Worten: »Bei den Formen mit höher entwickeltem Sprungapparat wird die Gabel vom lebenden Tier in der Ruhe nach vorn umgeschlagen und in dieser Lage außer durch die Kontraktion der Beugemuskeln noch oft durch den Widerstand des meist am dritten Segment liegenden leierförmigen, außen gezackten Häkchens (Hamulus) gehalten, das zwischen den Armen vor das Manubrium tritt«.

Das Tier kann also aus dieser Lage die Furcula nicht ohne weiteres zum Absprunge ventricaudad herabschlagen, da die Dentes an den laterad gerichteten Zähnchen des Retinaculums (Hamulus, Taf. VI, Fig. 12) eine Hemmung erfahren. Kontrahiert das Tier jedoch die manubrialen Längsmuskeln, so können die Dentes, die infolge ihrer Drehung nach den Seiten zwischen sich nunmehr einen größeren Abstand freilassen, jederseits ungehindert an diesen Zähnchen vorbeistreichen.

Ähnlich liegen die Verhältnisse mit bezug auf den Ventraltubus,

wenigstens bei *Orchesella cincta* (Linné), wo »the terminal branches reach about to the posterior end of the thorax« (LUBBOCK [73]), die Dentes also jederseits den lateralen Tubuswänden anliegen. Zunächst sind, wenigstens wenn die Tubusbläschen ausgestülpt sind, die distalen Tubusteile etwas breiter als die proximalen; man vergleiche hierzu die Abbildungen, die HOFFMANN ([04] Fig. 1, 2) für den Ventraltubus von *Tomocerus plumbeus* (Linné) gegeben hat. Dieser Umstand würde zusammen mit der Reibung, die die Dentes an den Tubuswänden bei ihrer ventricaudalen Bewegung erfahren müßten, die Sprungbewegung der Furcula, wenn auch vielleicht nicht direkt hemmen, so doch behindern und verlangsamen und dadurch die Stärke des Abstoßes und mit ihm Weite und Höhe des Sprunges beeinträchtigen. Die erwähnte Reibung wäre besonders wirksam durch die an den Caudalflächen der Dentes ausgebildeten Querfältchen, Chitindörnchen und gefiederten Borsten, alles Cuticularbildungen, die noch dazu der Bewegungsrichtung der bewegt gedachten Tubusflächen gegen die unbewegt gedachten Dentes entgegengerichtet sind. Letzterer Umstand würde auch die Gefahr mit sich bringen, daß Fältchen und Dörnchen abgeschliffen, Borsten abgebrochen werden könnten, was, da alle diese Bildungen Vorrichtungen zur Verhinderung des Ausgleitens auf der Absprungfläche sind, auf eine Verringerung der Zuverlässigkeit und des Gebrauchswertes der Furcula hinausliefe. Alles dies wird nun vermieden durch die laterale Drehung der Dentes, da diese hierdurch von den Tubusflächen abgehoben werden und in gehöriger Entfernung von diesen eine hindernisfreie Bahn für ihre Bewegung finden.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß die Längsmuskeln des Manubriums die Aufgabe haben, die Dentes laterad zu drehen, um sie dadurch in erster Linie aus ihrer Verankerung am Retinaculum auszuhaken, dann aber auch der Behinderung durch den Ventraltubus zu entziehen. Diese durch Kontraktion der Muskeln bewirkte Bewegung der Dentes muß das Tier als vorbereitende Handlung jedesmal der Sprungbewegung vorausschicken.

Die Veränderung in der gegenseitigen Stellung von Manubrium und Dentes vor dem Sprunge muß ferner auf den Sprungakt selbst gewisse Nebenwirkungen haben, von denen zwei hier hervorgehoben seien.

Beim Absprunge ist als Abstoßfläche von der Unterlage ein gleichschenkliges Trapez anzusehen, dessen Schenkel die Mucrones, vielleicht zunächst zusammen mit den Distalenden der Dentes, sind, das aber während der Abstoßbewegung an Höhe abnimmt und schließlich im

letzten Augenblick vor dem Abschnellen des Tieres in eine Gerade übergeht, die die Spitzen der Mucrones miteinander verbindet. Das Auseinanderrücken der Mucrones durch die Drehbewegung der Dentes vor dem Sprunge bedeutet nun eine Verlängerung sowohl der Grundlinien des Trapezes wie der Geraden, d. h. eine Verbreiterung der Abstoßbasis (Taf. VI, Fig. 11). Diese Verbreiterung aber vermindert die Gefahr des seitlichen Umkippens des Tieres während des Abstoßes und kommt daher der Sicherheit und daneben der Höhe des Sprunges zugute, da naturgemäß die Ebene der Sprungbahn ungefähr zu der erwähnten Geraden senkrecht stehen wird. In der Verbreiterung der Absprungbasis sah übrigens NICOLET [42], der die Seitwärtsbewegung der Dentes vor dem Sprunge anscheinend am lebenden Tiere beobachtet hat, den Zweck dieser Bewegung; er sagt darüber: »Dans l'action du saut, les filets terminaux . . . s'écartent afin d'offrir un point d'appui plus large«.

Dieser für den Sprungakt vorteilhaften Nebenwirkung der Densbewegung steht eine andre gegenüber, die sich gerade im entgegengesetzten Sinne geltend machen muß. Durch die Drehung der Dentes nach den Seiten werden diese zur Mittelachse der Furcula schräger gestellt (Fig. 11). Dies bedeutet aber eine Verkürzung der Gesamtlänge der Furcula. Da nun erfahrungsgemäß Formen mit kurzer Furcula wie z. B. *Achorutes* sehr viel schlechtere Springer sind als die mit langer Furcula wie die *Entomobryidae*, mithin die Sprungkraft mit der Länge der Furcula zunimmt, ist die in der erwähnten Weise verkürzte Furcula nicht so leistungsfähig, wie sie es wäre, wenn sie die Länge, die sie in der Ruhelage hat, beim Sprunge behalten könnte. In dieser Beziehung wirkt also die nicht zu umgehende Bewegung der Dentes vor dem Sprunge nachteilig, wenngleich auch wohl nur in sehr geringem Grade.

Nachdem im vorhergehenden Lage und Funktion der manubrialen Längsmuskeln besprochen worden sind, ist noch die Frage zu erörtern, auf welche Weise die durch diese Muskeln bewirkte Bewegung der Dentes rückgängig gemacht wird, wenn das Tier die Furcula in die Ruhelage zurückbringt.

Ein Muskel, der als Antagonist gegen die Längsmuskeln wirken sollte, müßte (vgl. Fig. 11) im proximalen Teile des Manubriums an die Wandung desselben entweder, wenn er unpaar wäre, in der sagittalen Mittelebene, oder, wenn er paarig wäre, an beliebiger Stelle laterad von dieser ansetzen; seine andre unpaare oder paarige Insertionsstelle müßte an den medialen Teilen der beiden Densbasen liegen, etwa dort, wo letztere sich in der Medianebene berühren. Wie ohne weiteres er-

sichtlich, würde dieser Muskel durch seine Kontraktion eine Drehung der Dentes im entgegengesetzten Sinne, nämlich mediad, bewirken. Ein solcher Muskel ist nun im Manubrium nicht vorhanden, vielmehr sind die beiden Seitwärtsdreher der Dentes dessen einzige Längsmuskeln. Die Gegenkraft gegen sie muß daher eine andre als Muskelkraft sein.

Als solche scheint lediglich die Elastizität der Chitincuticula in Betracht zu kommen. Wie oben gesagt, können die Längsmuskeln unmittelbar nur eine Bewegung der Teile des Manubriums gegeneinander bewirken. Diese wäre unmöglich, wenn die Cuticula desselben starr wäre. Für das Funktionieren der Muskeln ist daher die Elastizität des manubrialen Chitins eine notwendige Voraussetzung.

Wie ebenfalls bereits oben besprochen worden ist, besteht die Bewegung der Teile des Manubriums gegeneinander darin, daß die Distalecken der von ihm dargestellten »viereckigen Platte« (Haase [89]) gleichzeitig seiner Basis und seiner Längsachse genähert werden. Hierdurch muß offenbar eine Formveränderung des Manubriums eintreten. Seine lateralen Wände, in geringerem Maße vielleicht auch die rostrale und caudale Wandung, müssen sich infolge der Verkürzung der Seitenteile des Manubriums in flacher Wölbung nach außen vorbiegen (Fig. 11). Diese Wölbung müssen sie, solange die Muskeln kontrahiert sind, auch beibehalten. Sie verhalten sich in diesem Zustande wie ein gespannter Bogen, indem sie infolge ihrer Elastizität das Bestreben haben, wieder ihre gestreckte Form anzunehmen. Sobald daher die Muskeln erschlaffen und infolgedessen der zwingende Zug aufhört, kehren sie aus der gekrümmten in die gerade gestreckte Lage zurück (Fig. 11). Dadurch nehmen die Seitenteile des Manubriums ihre frühere Länge wieder an und schieben dabei jederseits die lateralen Teile der Densbasen distad und laterad vor sich her, die Dentes drehen sich um ihre Basis mediad und kehren in die Lage, die sie vor der Muskelkontraktion innehatten, zurück. Damit hat die Furcula wieder die Form angenommen, die sie vor dem Sprunge in der Ruhelage hatte.

Wie aus vorstehendem hervorgeht, ist das Chitinskelet der Furcula in seinem Verhalten einer selbstschließenden Pinzette zu vergleichen. Beide zwingen ihre durch äußere Einwirkung, die im einen Falle in dem Zuge der manubrialen Längsmuskeln, im andern im Drucke der Hand besteht, voneinander entfernten Arme (Dentes) durch die ihnen innewohnende Federkraft selbsttätig wieder in die urspüngliche Lage zurück, sobald die Einwirkung von außen aufhört.

Wann die Dentes ihre gewöhnliche Stellung wieder einnehmen,

ist schwer festzustellen. Es könnte dies geschehen, sowohl nachdem die Furcula wieder eingeschlagen, als auch während sie noch ausgestreckt ist. Im ersten Falle würden die Dentes zunächst laterad von Retinaculum und Ventraltubus liegen und dann beim Erschlaffen der Längsmuskeln sich mediad unmittelbar an die seitlichen Kerben des Retinaculums und an den Ventraltubus anlegen, ohne vorher mit diesen beiden Ventralanhängen in Berührung zu kommen. Im zweiten Falle dagegen würden beim Einschlagen der Furcula die einander bereits genäherten Dentes am Retinaculum und am Ventraltubus jederseits entlangstreichen müssen. Ein solches Verhalten nimmt HOFFMANN [04] für *Tomocerus plumbeus* (Linné) an; er sagt vom Ventraltubus dieser Art: »Auf den lateralen Flächen des Tubus finden sich weder Schuppen noch Borsten. Ich vermute, daß erstere zwar bei jeder Häutung angelegt, jedoch sehr bald durch die scheuernde Bewegung der sich einschlagenden Springgabel entfernt werden«.

Bedenken gegen diese zweite Möglichkeit könnten mit dem Hinweise begründet werden, daß oben die Unzweckmäßigkeit eines solchen Scheuerns betont und die Aufgabe der manubrialen Längsmuskeln gerade darin gesucht wurde, das Scheuern zu vermeiden. Indessen darf man nicht vergessen, daß beim Einschlagen der Furcula die Verhältnisse wesentlich anders zu beurteilen sind als beim Ausstrecken derselben. Während beim Ausstrecken jede Reibung vom Übel ist, weil sie die Bewegung der Furcula verlangsamt und abschwächt und so auf die Kraft des Sprunges ungünstig wirkt, ist beim Einschlagen, wo es weder auf Schnelligkeit noch auf Wucht der Bewegung ankommt, eher das Umgekehrte der Fall. Auch die Borsten, Dörnchen und Fältchen der Dentes können beim Einschlagen während des Entlangstreichens an den Tubusseitenflächen weder hindern noch in die Gefahr einer Beschädigung kommen, da sie dabei umgekehrt wie beim Ausstrecken mit der Bewegungsrichtung der Tubusflächen gegen die Dentes gleichgerichtet sind.

Die Zähnchen am Retinaculum (Taf. VI, Fig. 12) bilden, wie ihre Gestalt zeigt, ebenfalls kein Hemmnis für die Dentes beim Einschlagen. Jeder Ast des ähnlich der Furcula gabelig zweiarmig entwickelten Retinaculums trägt an seiner lateralen Kante bei *Orchesella cincta* (Linné) vier solche Zähnchen, während die mediale Kante vollkommen glatt ist. Jedes Zähnchen bildet im Profil etwa ein stumpfwinkliges Dreieck; von dessen dem stumpfen Winkel anliegenden Seiten stellt die längere die Basis des Zähnchens, die kürzere die proximale und endlich die dem stumpfen Winkel gegenüberliegende Seite die distale Profillinie des Zähnchens dar. Übrigens ist, wie die Abbildungen von HAASE

([89] Taf. 14 Fig. 5) für *Isotoma palustris* (Müller) und von PROWAZEK ([00] Taf. 1 (22) Fig. 18) für *Isotoma grisea* Lubbock zeigen, bei diesen Arten die Gabelung und Zähnelung des Retinaculums ganz ähnlich wie bei *Orchesella cincta* (Linné); besonders PROWAZEKS Figur zeigt deutlich die Vierzahl und charakteristische Form der Zähnchen. Der bezahnte Rand (Fig. 12) ähnelt einer Säge und läßt wie diese ein Entlanggleiten nur in einer Richtung zu, indem in der entgegengesetzten die Zähnchen widerhakenartig wirken. Letztere Richtung ist die nach dem Distalende des Retinaculums; daher müssen, wie gesagt, die Dentes vor dem Sprunge vom Retinaculum entfernt werden, um ventrad bewegt werden zu können. In der Richtung vom Distalende zur Basis des Retinaculums dagegen könnten die Dentes, ohne erheblichen Widerstand zu finden, über die Zähnchen hinweggleiten. Man würde sich vorzustellen haben, daß die Dentes dabei dank dem federnden Chitinskelet der Furcula dem Drucke nach außen nachgebend leicht auseinanderweichen, bis sie die Spitze eines Zähnchens passiert haben, und dann elastisch in die folgende Kerbe einschnappen, und zwar wahrscheinlich mit den von WILLEM [99] festgestellten »arrêtes tranchantes portées intérieurement par les bases des dentes«, deren einen er als »dent d'arrêt correspondant aux crans du rétinacle« für *Sminthurus fuscus* (Linné) abbildet ([99] Taf. 12 Fig. 8).

Aus alledem geht hervor, daß die Notwendigkeit einer Entfernung der Dentes von den Ventralanhängen vor dem Ausstrecken der Furcula der Möglichkeit einer Wiederannäherung der Dentes vor dem Einschlagen durchaus nicht widerspricht, vielmehr beides sich sehr wohl vereinigen läßt.

Im Anschluß hieran sei noch kurz darauf hingewiesen, daß das eben erwähnte, durch die Federkraft des Cuticularskelets bewirkte Einschnappen der Dentes in die Kerben ein Mittel darstellen würde, um ohne Anwendung von Muskelkraft eine feste Verankerung der Furcula am Retinaculum zu gewährleisten, und ferner, daß die Beziehungen zwischen Furcula und Retinaculum in Wirklichkeit verwickelter sind, als sie hier dargestellt wurden, da auch das Retinaculum durch eine eigene Muskulatur (Taf. VI, Fig. 3, 16 rm^1, rm^2) beweglich ist, ein Umstand, der bei einer Darstellung der Mechanik der Furcula wird berücksichtigt werden müssen.

Außer dem Längsmuskelpaare sind im Manubrium noch einige Muskeln vorhanden, die den Innenraum in verschiedenen Richtungen senkrecht zur Längsachse durchsetzen.

Zunächst ist ganz an der Basis des Manubriums ein sehr schwacher

Muskel (Taf. VI, Fig. 8, 10 *qm*) entwickelt, der parallel der Perlateralachse verlaufend rechts und links an den Seitenwänden des Manubriums ansetzt. Infolge seiner Kleinheit entgeht er besonders auf Sagittalschnitten, wo er quer geschnitten wird, sehr leicht der Beobachtung.

Weit stärker sind zwei Muskelgruppen ausgebildet, die der proximalen Hälfte des Manubriums angehören und sich aus breiten bandartigen Zügen zusammensetzen. Die strichförmigen Ansatzstellen dieser Bänder an der Cuticula sind parallel dei Längsachse des Manubriums orientiert. Daher erhält man auf Sagittalschnitten der Furcula (Taf. VI, Fig. 10) Quer- oder Flächenschnitte der Muskelbänder, auf Querschnitten der Furcula (Taf. VI, Fig. 6, 7) dagegen schmale Längsschnitte der Muskelbänder. Solche Furculaquerschnitte sind sehr geeignet, die Anordnung dieser Muskelgruppen zu zeigen. Ich will daher bei der Beschreibung von den Querschnitten ausgehen und werde von den beiden Muskelgruppen, die ich als proximale und distale unterscheide, zunächst letztere besprechen, weil sie gewisse Verhältnisse deutlicher erkennen läßt.

Die distale Muskelgruppe liegt unmittelbar vor der Mitte des Manubriums. Ein Querschnitt durch diese Gegend (Taf. VI, Fig. 6) hat etwa die Form eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen Basis die Caudalfläche und dessen beide Schenkel die dachartig gewölbte Rostralfläche des Manubriums liefert. Dieses Dreieck erscheint nun durch die Muskeln in drei Teile geteilt. Es geht nämlich jederseits von einem Punkte etwas über der Mitte der Schenkel ein stärkerer Muskel (Fig. 6 $dism^1$) aus. Beide Muskeln treffen miteinander und mit zwei schwächeren, nebeneinander von der Basismitte aus zwischen den quergeschnittenen Längsmuskeln (Fig. 6 *lm*) mit der Höhe des Dreiecks aufsteigenden Muskeln (Fig. 6 $dism^2$) auf letzterer in einem Punkte zusammen, der von den drei Ansatzstellen ungefähr gleich weit entfernt ist. In ihrem Treffpunkt bilden die vier Muskeln eine gemeinsame Sehne. Da man ein ähnliches Bild auf einer Anzahl aufeinanderfolgender Querschnitte erhält, müssen, wie bereits bemerkt, alle vier Muskeln als breite Bänder ausgebildet sein, wovon man sich unmittelbar auf Sagittalschnitten (Taf. VI, Fig. 10) überzeugen kann. Auf diesen erblickt man schiefe Querschnitte der beiden stärkeren (Fig. 10 $dism^1$), Flächenschnitte der beiden schwächeren Muskeln.

Die proximale Muskelgruppe, die etwa in der Mitte zwischen Manubriumbasis und distaler Gruppe liegt, zeigt nun fast die gleichen Verhältnisse, insbesondere mit bezug auf die von der dachartigen Rostralfläche des Manubriums ausgehenden beiden stärkeren Muskeln (Taf. VI,

Fig. 7, 10 *prm*). Sie unterscheidet sich nur dadurch, daß von der Basismitte des Querschnittdreiecks nicht ein deutlicher paariger Muskel aufsteigt wie bei der distalen Gruppe. Vielmehr wird die Verbindung der gemeinsamen Sehne mit der Caudalfläche des Manubriums nur durch ein sehr dünnes, anscheinend paariges Faserband (Fig. 7 *fs*) vermittelt, so dünn, daß es kaum gelingt, sich auf Querschnitten von seiner Existenz zu überzeugen, während auf günstigen Sagittalschnitten sich die Fasern deutlich erkennen lassen. Ob diese Fasern auch hier muskulöser Natur sind oder nicht, muß ich dahingestellt sein lassen.

In der Literatur ist über die Quermuskeln so gut wie nichts erwähnt. Nur Prowazek ([00] Taf. 2 (23) Fig. 59) deutet auf seiner schon oben erwähnten flüchtigen Skizze der Muskulatur von *Isotoma grisea* Lubbock einen Quermuskel im Manubrium an; er hat offenbar eine der beiden eben beschriebenen Muskelgruppen beobachtet.

Über die Funktion der Quermuskeln sei hier nur bemerkt, daß sie wie die Längsmuskeln unmittelbar nur Formveränderungen des Manubriums veranlassen können. Diese Veränderungen dürften in Zusammenhang zu bringen sein mit den Beziehungen zwischen der Furcula und der Ventralfurche des Abdomens, in der die Furcula in der Ruhelage eingebettet ist. Auch wäre zu erwägen, wie sich das Zusammenarbeiten der Längs- und Quermuskeln gestaltet. Doch soll an dieser Stelle hierauf nicht weiter eingegangen werden, sondern in der durch die Beschreibung der Manubrialmuskeln unterbrochenen Besprechung des manubrialen Fettkörpers fortgefahren werden.

Alle Teile des manubrialen Fettkörpers sind subepidermal. Losgelöste innere Stränge fehlen, wie es bei dem geringen Rauminhalt des Manubriums natürlich ist.

Für die Beschreibung erscheint es bequem, ähnlich wie beim abdominalen Fettkörper, die einzelnen Längsstränge nach ihrer Lage zu benennen. Solcher Längsstränge lassen sich drei unterscheiden, zwei Lateralstränge und ein unpaarer Medialstrang. Ein Bedenken gegen diese Bezeichnungen könnte daraus hergeleitet werden, daß eine Verwechselung der Stränge der Furcula mit den gleichbenannten des Abdomens oder umgekehrt vorkommen könnte, indessen vermag man, wo die Gefahr eines Mißverständnisses naheliegt, die Möglichkeit eines solchen in einfachster Weise zu beseitigen, indem man den Körperabschnitt, dem der betreffende Strang angehört, zu dessen Benennung hinzufügt und also z. B. von den Lateralsträngen des Manubriums, dem Medialstrange des Abdomens usw. spricht.

Die beiden Lateralstränge des Manubriums beginnen an der Furculabasis mit einer großen, durch Einschnürung in der Medianebene zweiteiligen Masse (Taf. VI, Fig. 9, 10 *ltbs*), die mit zwei Zipfeln noch ein wenig in die Abdominalhöhle hineinragt (Taf. VI, Fig. 8, 9 *ltbs*). Über die rostrale Oberfläche dieser Masse läuft der schwache basale Quermuskel (Taf. VI, Fig. 8, 10 *qm*) des Manubriums hinweg. Distad von diesem Muskel teilt sich die Masse vollständig in der Medianebene, so daß zwei getrennte Lateralstränge (Fig. 8 *lt*) entstehen, die die Seitenkanten des Manubriums ausfüllen, während die Mittelbahn der Caudalfläche von den Längsmuskeln (Fig. 9, 8, 7, 6 *lm*) eingenommen wird. Noch weiter distad breiten sich die Lateralstränge (Fig. 7, 6, 5 *lt*) auf der Rostralfläche aus, bis sie in deren Mittelfirste mit ihren unmittelbar der Epidermis anliegenden Teilen zusammenstoßen; ihre dem Innern zugekehrten Teile bleiben aber auch hier durch eine mehr oder minder tiefe Furche getrennt. Durch die an der Rostralfläche ansetzenden stärkeren Muskeln (Fig. 7 *prxm*, Fig. 6 *dism*[1]) der beiden Quermuskelgruppen werden die Lateralstränge (Fig. 7, 6 *lt*) streckenweise in je zwei Bahnen gespalten. Dadurch, daß die Längsmuskeln zunächst (Fig. 9, 8, 7, 6 *lm*) stärker werden, dann (Fig. 5 *lm*) nach den Seitenkanten divergieren, werden die Lateralstränge (Fig. 7, 6, 5 *lt*) gegen das Distalende des Manubriums hin mehr und mehr nach der Rostralfläche verdrängt, wo ihre Ausläufer schließlich an den Basen der Dentes enden.

Den durch das Auseinanderweichen der Längsmuskeln freigewordenen Mittelstreifen der Caudalfläche nimmt der Medialstrang (Fig. 5, 10 *mdl*) ein, der also auf die distale Hälfte des Manubriums beschränkt bleibt und hier distad an Breite zunimmt, um ebenfalls vor den Basen der Dentes zu enden.

Das Verhältnis zwischen Muskulatur und Fettkörper im Manubrium ist im ganzen derart, daß alle Flächen an der Innenseite des Integuments, die die Muskeln frei lassen, von subepidermalem Fettgewebe eingenommen werden.

In der Literatur hat der manubriale Fettkörper bisher keine Erwähnung gefunden.

Excretionsorgane.

Über die Excretionsorgane der *Collembola* äußerte sich Willem [99] 1899: »Les *Collemboles* ne possédant ni tubes de Malpighi ni autres organes éliminateurs pouvant y suppléer, le corps adipeux représente le seul système excréteur de leur organisme«.

Dieser Satz entsprach den damaligen Kenntnissen vollkommen.

Daß die MALPIGHIschen Gefäße den *Collembola* fehlen, war, nachdem zunächst ihr Vorhandensein behauptet worden war (NICOLET [42], v. OLFERS [62]), einwandfrei nachgewiesen worden (LUBBOCK [62, 70, 73], LABOULBÈNE [64], TULLBERG [72], SOMMER [85], FERNALD [90], HEYMONS [97], WILLEM [99]). Auch die Rolle des Fettkörpers als Excretionsorgan war gut bekannt (LUBBOCK [62], TULLBERG [72], SOMMER [85], HEYMONS [97], WILLEM [99]).

Während aber in diesen beiden Punkten der Satz WILLEMS auch heute noch als zutreffend anerkannt werden muß, kann der dritte Punkt, nämlich das Fehlen anderweitiger Excretionsorgane außer dem Fettkörper, nicht mehr aufrecht erhalten werden.

Zunächst haben 1906 FOLSOM und WELLES [06] für die periodisch erfolgenden Abstoßungen des Mitteldarmepithels eine excretorische Bedeutung in Anspruch genommen.

Ferner wurde 1908 von BRUNTZ [08b] und PHILIPTSCHENKO [08, 12 b] die Homologie und Analogie der tubulösen Drüsen des Hinterkopfes bei den *Collembola* mit den Labialnieren der *Thysanura* sehr wahrscheinlich gemacht.

Endlich gelang es mir, Zellen aufzufinden, die ich nach den histologischen Befunden als geschlossene Nephrocyten ansprechen muß, wenngleich der experimentelle Nachweis ihrer excretorischen Funktion aus unten näher zu erörternden Gründen bisher nicht gelungen ist.

Wir haben also bei den *Collembola* die Beteiligung von viererlei verschiedenen Elementen an der Excretion in Betracht zu ziehen; diese sind:

1. Labialnieren,
2. Urocyten (Harnzellen) im Fettkörper,
3. Nephrocyten (freie Excretionszellen),
4. Mitteldarmepithel.

Während man aber bei den drei ersten die ausschließliche oder hauptsächliche Aufgabe in der Elimination unbrauchbarer Stoffe zu suchen hat, kann diese beim Mitteldarmepithel nur als untergeordnete Nebenfunktion betrachtet werden.

Was die drei Arten speziell für die Excretion bestimmter Organe betrifft, so scheint dieser Reichtum an sonstigen Ausscheidungsorganen wohl geeignet, die fehlenden MALPIGHIschen Gefäße zu ersetzen; es sei in diesem Zusammenhang an den Satz von BRUNTZ [08 b] über die Labialnieren erinnert: »Chez les *Insectes*, les tubes de MALPIGHI sont d'autant plus développés que les reins le sont moins«. Es möge auch darauf hingewiesen werden, daß nach ŠULC [11] die vollkommene Rück-

bildung der MALPIGHIschen Gefäße bei den *Aphiden* sich erklären ließe durch Annahme excretorischer Funktion der eigentümlichen Mycetome.

Im folgenden gebe ich eine Darstellung meiner bisherigen Untersuchungsergebnisse über die Nephrocyten, die in manchen Punkten eigenartige Verhältnisse zeigen.

Nephrocyten.

Der Terminus »néphrocyte« ist hier im Sinne von DE RIBAUCOURT [01] für »toute cellule excrétrice ne formant pas un appareil et dont l'excrétion permanente ou passagère s'opère directement ou indirectement« im Gegensatz zu »néphridiocyte«, welche Bezeichnung DE RIBAUCOURT für die »cellules excrétrices de l'appareil néphridien« angewandt wissen will, gebraucht. Es erscheint notwendig, dies zu betonen, um Mißverständnisse zu verhindern, die leicht entstehen könnten, da der Ausdruck »Nephrocyte« in der Literatur in wechselndem Sinne gebraucht wird. So z. B. wendet SCHNEIDER [02, 08] »Nephrocyte« im Sinne von DE RIBAUCOURTS »néphridiocyte« an: obwohl er in beiden Arbeiten den Aufsatz von DE RIBAUCOURT im Literaturverzeichnis aufführt, scheint er dessen Definitionen doch nicht beachtet zu haben, da ihrer im Texte keine Erwähnung geschieht. Es ist dies um so merkwürdiger, da SCHNEIDER sonst großen Wert auf präzise Nomenklatur legt und, um diese zu erreichen, unbedenklich alte Bezeichnungen, die ihm nicht passend erscheinen, durch neue ersetzt, ferner im Vorworte zu seinem »Praktikum« [08] lebhaft Klage über zu geringe Beachtung seiner »Histologie« [02] führt. Für die in dieser Arbeit in Rede stehenden Zellen der *Arthropoda* hat meines Wissens zuerst BRUNTZ [04] den Terminus von DE RIBAUCOURT angenommen und umgrenzt.

Über Nephrocyten bei den *Collembola* läßt die Literatur jede Angabe vermissen. Zwar hat BRUNTZ [08 b] die Vermutung geäußert, daß die von HOFFMANN [08] bei *Tomocerus plumbeus* (Linné) beschriebenen und als »Kopfnieren« bezeichneten Zellmassen »zu beiden Seiten der oberen Schlundganglien« möglicherweise »des amas de néphrocytes« seien, indessen hat BECKER [10] nachgewiesen, daß HOFFMANNS »Kopfnieren« in Wirklichkeit die Sinneszellen des Postantennalorgans darstellen: damit wird natürlich, worauf schon NABERT [13] hinweist, die Deutung der »Kopfnieren« als Homologa der Corpora allata der *Pterygota* durch HOFFMANN (und EHLERS) [08] hinfällig, und ebenso ist auch

der Vermutung von Bruntz [08 *b*], es handele sich hier um Nephrocyten, der Boden entzogen.

Daß die Nephrocyten der *Collembola* bisher übersehen oder, wie weiter unten auseinandergesetzt werden wird, nicht als solche erkannt wurden, liegt vielleicht an ihrer eigenartigen Lage im Körper.

Es sei zunächst eine genaue Beschreibung der in Betracht kommenden Verhältnisse bei *Orchesella cincta* (Linné) gegeben und daran dann eine Erörterung einiger Punkte geknüpft, die bei Vergleichung der Nephrocyten der *Collembola* mit denen der *Thysanura* auffallen.

Bei *Orchesella cincta* (Linné) findet man folgendes:

Eigentliche Pericardialzellen fehlen allem Anscheine nach durchaus, wie überhaupt in der dorsalen Körperhälfte keine Nephrocyten entwickelt sind. Diese sind vielmehr rein ventral gelegen.

Bezüglich ihrer Verteilung in den Körperregionen ist festzustellen, daß sie im Thorax und anscheinend auch im Kopfe fehlen, mithin auf das Abdomen beschränkt sind.

Diese ventralen abdominalen Nephrocyten sind nun in paarigen Syncytien — es wird an späterer Stelle auf die Frage zurückzukommen sein, ob der Ausdruck »Syncytien« korrekt ist — symmetrisch zur Medianebene angeordnet, und zwar lassen sich zwei Paare solcher Syncytien beobachten, die als vorderes und hinteres Paar unterschieden werden sollen.

Die Lage dieser beiden Paare ist leicht festzulegen, da sie in enger topographischer Beziehung zu den beiden vorderen Ventralanhängen des Abdomens stehen. Das vordere Paar (Taf. VI, Fig. 1 *vS*) liegt ein wenig caudal von der Basis des Ventraltubus (Fig. 1 *vt*), das hintere (Taf. VI, Fig. 3, 16 *hS*) verhält sich ähnlich zum Retinaculum (Taf. VII, Fig. 16 *ret*). Irgendeine Beobachtung, die dieser Anordnung mehr als eine nur topographische Bedeutung geben könnte, ließ sich nicht machen.

Das vordere Paar (Taf. VI, Fig. 1, Taf. VII, Fig. 13 *vS*) liegt im 1. (Fig. 13 *Abd I*), hart an der Grenze des 2., das hintere (Taf. VI, Fig. 3, Taf. VII, Fig. 16 *hS*) im 3. Abdominalsegment, also jedes Paar in dem Segment, dem der betreffende Ventralanhang angehört. Allerdings gibt Schäffer [96] die Lage des Retinaculums für das 2. Abdominalsegment an, indessen sind alle andern Autoren, z. B. Lubbock [73], Haase [89], Uzel [98], Willem [99], Prowazek [00], Philiptschenko [12b] über die Zugehörigkeit desselben zum 3. Abdominalsegment einig; im Embryonalzustande kann über die Natur des Retinaculums als Ventralanhang des 3. Abdominalsegments kein Zweifel bestehen, wie die Abbildungen,

die UZEL ([98] Taf. 6. Fig. 88, 89) für *Macrotoma vulgaris* Tullberg, PROWAZEK ([00] Taf. 1 (22) Fig. 9, 11) für *Isotoma grisea* Lubbock und PHILIPTSCHENKO ([12 a] Fig. 4) für *Isotoma cinerea* Nicolet gegeben haben, deutlich zeigen; beim erwachsenen Tier von *Orchesella cincta* (Linné) ist allerdings diese Beziehung schwer zu erkennen infolge der mannigfachen morphologischen Komplikationen, die im Chitinskelet der Ventralseite des Abdomens eintreten, aber man könnte auch hier höchstens im Zweifel sein, ob das Retinaculum dem 3. oder einem weiter caudad gelegenen Segmente zuzurechnen sei, keinesfalls jedoch käme ein weiter rostrad gelegenes als das 3., also etwa das 2., wie SCHÄFFER [96] meint, in Betracht.

Außer durch ihre topographischen Beziehungen zu den Ventralanhängen und Segmenten des Abdomens läßt sich die Lage der Nephrocyten genauer bestimmen durch die Stellung, die sie zu ihrer Umgebung einnehmen. Hierbei sind dreierlei Bildungen zu berücksichtigen, nämlich der Fettkörper, die Muskulatur und das Nervensystem, letzteres allerdings nur für das vordere Paar der Nephrocyten.

Was zunächst die gegenseitige Lage von Nephrocyten und Fettkörper betrifft, so ist diese an Hand des oben über dessen Topographie Mitgeteilten leicht auseinanderzusetzen.

Das vordere Paar (Taf. VI, Fig. 1 *vS*) liegt wenig caudal vom Ventraltubus (Fig. 1 *vt*), genauer an der Stelle, wo sich die vom Fettkörper des Ventraltubus ausgehende Masse eben in den flachen Medialstrang (Fig. 1 *med*) und die wulstigen Ventralstränge (Fig. 1 *ventr*) gesondert hat, wo der Medialstrang noch keine Verminderung seiner Höhe zeigt, wo endlich Ventral- und Lateralstränge (Fig. 1 *lat*) noch völlig getrennt voneinander verlaufen. In der zwischen diesen beiden klaffenden Lücke nun liegen die Syncytien des vorderen Paares (Fig. 1 *vS*), und zwar stützen sie sich mediad an die Lateralfläche der Ventralstränge (Fig. 1 *ventr*), ventrad auf die sehr niedrige Epidermis (Fig. 1 *ep*). Mit den Lateralsträngen (Fig. 1 *lat*) stehen die Syncytien in keiner Berührung.

Das hintere Paar (Taf. VI, Fig. 3, Taf. VII, Fig. 16 *hS*) befindet sich in der Region wenig caudal vom Retinaculum (Fig. 16 *ret*), wo ein Ausgleich in der Höhe der zu einer zusammenhängenden Masse vereinigten Subepidermalstränge und eine Konzentration des Fettkörpers nach der Ventralseite, ferner eine schwache Hervorwölbung des Medialstranges (Fig. 3, 16 *med*) sich bemerkbar macht. Hier liegen die Syncytien des hinteren Paares (Fig. 3, 16 *hS*) mit ihrer ventralen Hälfte zwischen Medialstrang (Fig. 3, 16 *med*) und Ventralstränge (Fig. 3, 16 *ventr*)

eingesenkt, so daß sie mediad jenem, laterad diesen anliegen. Ventrad stützen sie sich hingegen nicht auf den Fettkörper, sondern auf gewisse Muskeln, welche hier zwischen den erwähnten Strängen durchtreten.

Doch soll bei Besprechung der Lagebeziehungen zwischen Nephrocyten und Muskulatur wiederum zunächst das vordere Paar berücksichtigt werden. Jedes Syncytium desselben (Taf. VI, Fig. 1, Taf. VII, Fig. 13 *vS*) tritt in Berührung nur mit einem einzigen Muskel. Dieser Muskel (Fig. 1, 13 *msc*) findet seine Ansatzstelle auf der inneren Firste einer Querfurche (Taf. VII, Fig. 13, 14, 15 *qf*) der ventralen Cuticula, die anscheinend die Grenze zwischen dem 1. und dem 2. Abdominalsegmente darstellt. Von hier steigt er dorsad auf und verliert sich bald in dem Gewirre der ventralen Längsmuskeln. Dieser kurze Muskel liegt nun lateral von dem Syncytium des vorderen Paares an der betreffenden Körperseite und läuft so dicht an der lateralen Fläche desselben entlang, daß er eine leichte Einbuchtung in dieser Fläche erzeugen kann.

Bemerkenswerter als diese sind die bereits angedeuteten Beziehungen zwischen der Muskulatur und den Syncytien des hinteren Paares. Diese beiden Syncytien (Fig. 3, 16 *hS*) liegen nämlich mit ihren schmalen Ventralflächen den beiden Muskelzügen (Fig. 3, 16 *rm*¹, *rm*²) auf, die das Retinaculum (Fig. 16 *ret*) bewegen. Diese Muskelzüge setzen im Innern des Retinaculums an, treten von dort aus durch den ventralen subepidermalen Fettkörper jederseits zwischen Medialstrang (Fig. 3, 16 *med*) und Ventralsträngen (Fig. 3, 16 *ventr*) hindurch in die Körperhöhle und streben recht stark divergierend laterirostrad, wie es auch Lubbock ([70] Taf. 46 Fig. 20 [73] Taf. 61) für (*Choreutes* =) *Tomocerus longicornis* (Müller) abbildet. Ihr weiterer Verlauf interessiert hier nicht. Nebenbei sei darauf hingewiesen, daß jeder dieser Muskelzüge nicht einen einheitlichen Muskel darstellt, sondern aus zwei recht verschiedenen Muskeln, einem dickeren, cylindrischen (Fig. 3, 16 *rm*¹) mit ovalem bis abgerundet-quadratischem Querschnitt und einem breiten, bandartigen (Fig. 3, 16 *rm*²), der erst lateral, dann rostral ersterem anliegt und viel mehr proximal als jener im Retinaculum ansetzt, zusammengesetzt ist. Ich bemerke dies hier, weil Willem ([99] Taf. 9 Fig. 5) im Retinaculum von *Tomocerus plumbeus* (Linné) jederseits nur einen »muscle écarteur des branches« abbildet. Die erwähnte Berührung zwischen den Muskeln und den ventralen Flächen der Syncytien findet in der Spalte zwischen dem Medialstrang und den Ventralsträngen statt.

Es bleibt noch die Beziehung zwischen dem Nervensystem und den Syncytien des vorderen Paares zu besprechen. Diese besteht darin,

daß an der medialen Fläche jedes Syncytiums (Taf. VI, Fig. 1, Taf. VII, Fig. 13, 14, 15 *vS*) ein latericaudad verlaufender Nervenstrang (Fig. 1, 13, 14, 15 *n*) entlangläuft. Dieser Nervenstrang geht von dem 4. — das Unterschlundganglion als 1. gerechnet — Bauchganglion (Fig. 1, 13 *gangl*), dem »ganglion métathoraco-abdominal« WILLEMS [99] aus, genauer von dem Teile desselben, der den verschmolzenen Abdominalganglien entspricht (»abdominalgangliet« von TULLBERG [72]). Welchem der nach den Beschreibungen und Abbildungen von TULLBERG und WILLEM von diesem Teile ausgehenden Nerven der in Rede stehende Strang gleichzusetzen ist, möchte ich einstweilen dahingestellt sein lassen. Die Beziehung zwischen Nerv und Syncytium ist rein topographisch.

Wie die Vergleichung von Transversal- (Taf. VI, Fig. 1, 3) oder Frontalschnitten (Taf. VII, Fig. 13, 16) zeigt, ist der Abstand von der Medianebene bei den Syncytien des vorderen Paares (Taf. VI, Fig. 1, Taf. VII, Fig. 13 *vS*) erheblich größer als bei denen des hinteren (Taf. VI, Fig. 3, Taf. VII, Fig. 16 *hS*). So betrug z. B. bei einem ♂, das noch keine reifen Spermatozoen im Hoden hatte, die Entfernung der vorderen Syncytien voneinander 178 μ, die der hinteren voneinander dagegen nur 8 μ. Bei einem ♀ mit noch wenig entwickelten Gonaden waren die entsprechenden Maße 180 und 21 μ, bei einem andern, ebenfalls noch nicht geschlechtsreifen ♀ 213 und 38 μ. Diese Maße variieren natürlich nach der Körpergröße und daher nach Alter und Geschlecht des Tieres. Die große Lücke zwischen den beiden vorderen Syncytien (Fig. 1, 13 *vS*) wird zum großen Teile vom Metathoraco-Abdominalganglion (Fig. 1, 13 *gangl*) eingenommen, dessen Breite an dieser Stelle in den erwähnten Fällen 114, 117 und 125 μ betrug. Wie bereits oben beschrieben worden ist, kommt die Verschiedenheit der Querentfernungen bei den vorderen und hinteren Syncytien in ihren Lagebeziehungen zum ventralen subepidermalen Fettkörper dadurch zum Ausdruck, daß die vorderen (Fig. 1 *vS*) zwischen Lateral- (Fig. 1 *lat*) und Ventralsträngen (Fig. 1 *ventr*), die hinteren (Fig. 3, 16 *hS*) aber zwischen Ventralsträngen (Fig. 3, 16 *ventr*) und Medialstrang (Fig. 3, 16 *med*), oder kürzer, daß die vorderen lateral, die hinteren medial von den Ventralsträngen gelegen sind.

Die Lage der Syncytien ist derartig, daß sie mit der Blutflüssigkeit reichlich in Berührung kommen. Bei völlig geschlechtsreifen Tieren ändern sich allerdings die Verhältnisse etwas, indessen möge ein Hinweis auf die Bemerkung über die Altersstadien in der Einleitung zum Abschnitt über den abdominalen Fettkörper genügen, welche auch hierfür Geltung hat.

Nachdem im vorhergehenden die topographischen Beziehungen erörtert worden sind, gehe ich nunmehr zur Beschreibung der Beschaffenheit der Syncytien selbst über. Da das vordere und hintere Paar in dieser Beziehung keine bemerklichen Unterschiede aufweisen, bezieht sich das Folgende, wenn nichts andres bemerkt ist, stets auf beide Paare. Jedes Syncytium (Taf. VI Fig. 1, Taf. VII Fig. 13, 14, 15 *vS*, Taf. VI Fig. 3, Taf. VII Fig. 16 *hS*) stellt ein in sich abgeschlossenes, gegen seine Umgebung, insbesondere gegen den Fettkörper (Fig. 1 *ventr*, Fig. 3, 16 *ventr* + *med*, Fig. 14, 15 *fk*) scharf abgegrenztes Gebilde dar. Die Form ist etwas wechselnd; sie kann nahezu kugelig sein, besonders beim vorderen Paare (Fig. 13, 15 *vS*), oft ist sie lang eiförmig (Fig. 16 *hS* rechts), meistens aber etwas unregelmäßiger, indem durch den Druck der anliegenden Organe — Epidermis (Fig. 14 *ep*), Fettkörper (Fig. 16 *ventr*), Muskeln — in der Oberfläche des Syncytiums (Fig. 14 *vS*, Fig. 16 *hS* links) flache Dellen und Furchen erzeugt werden. Man muß wohl den Syncytien eine gewisse Plastizität zuschreiben, die ihnen eine Formanpassung an ihre Umgebung ermöglicht.

Die Größe der Syncytien variiert auf den ersten Blick ebenfalls recht beträchtlich. Die selten kreisförmigen, meist ovalen oder ein wenig gelappten Schnittbilder zeigen eine Längenausdehnung zwischen 40 und 80 μ, ihre Breite bewegt sich zwischen 20 und 50 μ. Indessen kann man daraus, daß die Schnittbilder meistens größere Länge mit geringerer Breite und umgekehrt größere Breite mit geringerer Länge vereinigen, schließen, daß das Veränderliche hauptsächlich die Dimensionen und damit die funktionell weniger wichtigen äußeren Formen sind, während der Voluminhalt, der für die Wirksamkeit des Syncytiums hauptsächlich von Bedeutung ist, bei Tieren gleicher Altersstufen einigermaßen konstant ist, ein Umstand, der besonders deutlich in die Erscheinung tritt, wenn man homotype Syncytien eines und desselben Individuums nachmißt, und der ferner ebenfalls die Annahme einer Plastizität der Syncytien nahe legt.

Ein interessanter Beleg für das eben Erläuterte sei hier kurz angeführt. Bei einem ausgewachsenen reifen ♂ findet sich bei den Syncytien des vorderen Paares eine Abweichung von den normalen Verhältnissen, indem statt eines Syncytiums auf der rechten Seite deren zwei (Taf. VII Fig. 15 *vS*) vorhanden sind, während auf der linken Seite wie gewöhnlich ein einziges (Taf. VII Fig. 14 *vS*) ausgebildet ist. Von den beiden rechtsseitigen Syncytien liegt das eine, mehr ventral und rostral gelegene, in der gewöhnlichen Weise dem ventralen subepidermalen Fettkörper (Fig. 15 *fk*) an, das andre stützt sich mit

breiter, eben abgeplatteter Fläche auf das erstere und zeigt die vorhin erörterten topographischen Beziehungen zu Muskulatur und Nervensystem (Fig. 15 *n*). Beide sind ungefähr gleich groß; Längs- und Querdurchmesser betragen maximal 59 und 42 bzw. 60 und 46 μ. Das einzige Syncytium der linken Seite dagegen weist als entsprechende Maße 67 und 59 μ auf, also mindestens 7—8 μ mehr. Schätzt man auf Grund dieser Maße die Volumina der drei Syncytien, so gut es geht, ungefähr ab, so ergibt sich, daß das Volumen des linksseitigen der Summe der Volumina der beiden rechtsseitigen recht nahe kommt.

Die Begrenzung jedes Syncytiums ist durchaus einheitlich und zeigt niemals scharfe Einschnitte. Jedes Syncytium ist von einer deutlichen feinen Membran (Fig. 16 *membr*) umgeben.

Die Zahl der Kerne ist recht wechselnd: sie ist nicht immer leicht zu ermitteln, da die großen Syncytien auf Schnittserien sich auf mehrere Schnitte verteilt zeigen. Da jedoch ein Schnitt gleichzeitig nie mehr als fünf Kerne aufweist, dürfte deren Höchstzahl sechs oder sieben betragen. Anderseits sind wohl stets mindestens zwei vorhanden. Eine Regelmäßigkeit in der Anzahl der Kerne ist nicht zu erkennen, sie scheint selbst bei homotypen Syncytien eines Individuums oft verschieden zu sein. Vom Alter des Tieres ist sie nicht abhängig; so wies z. B. bei einem ganz jungen, fast noch ganz unpigmentierten, kaum 1 mm langen Individuum eines der hinteren Syncytien vier Kerne auf, beim ausgewachsenen Tiere aber kann die Zahl der Kerne sowohl mehr wie weniger als vier betragen.

Die Form der Kerne (Taf. VII Fig. 16, 17 *k*) ist veränderlich, sie kann fast kugelig bis länglich eiförmig sein, Gestalten, die natürlich nicht streng innegehalten werden, insbesondere oft mehr oder minder deutlich zu nierenförmigen Gebilden hinneigen. Die Länge der Kernschnittbilder schwankt zwischen 10,5 und 13,5 μ, ihre Breite zwischen 5,5 und 9,5 μ. Auch hier macht sich, wie beim Messen der Syncytien, wenn auch, wahrscheinlich infolge der geringeren Größe der Objekte und der dadurch bedingten größeren Ungenauigkeit der Messungen, in weniger klarer Weise, der Umstand bemerkbar, daß die längeren Kernschnittbilder schmäler, die kürzeren breiter sind. Wie dort ist daraus zu schließen, daß die Kerne bei wechselnder äußerer Gestalt und wechselnden Dimensionen untereinander ein ziemlich gleiches Volumen aufweisen.

In betreff der Struktur der von einer sehr zarten Kernmembran umgebenen Kerne (Taf. VII Fig. 16 *k*) ist zu bemerken, daß jeder Kern viele kleinere und eine Anzahl größerer Chromatinbrocken aufweist, die in

ihrer Verteilung eine Bevorzugung der Kernperipherie meist nur schwach erkennen lassen. Ein schwächer gefärbter Nucleolus (Fig. 16 *ncl*) konnte in einigen Fällen beobachtet werden; auch mehrere Nucleoli scheinen mitunter vorzukommen.

Die Lage der Kerne innerhalb des Syncytiums kann verschieden sein. Oft liegen sie dicht beieinander in seinem centralen Teile (Taf. VII Fig. 17), in andern Fällen dagegen lassen sie letzteren frei und zeigen eine gleichmäßigere Verteilung in den peripheren Partien (Taf. VII Fig. 16). Diese Verschiedenheit der Lage dürfte ihren Grund in verschiedenen funktionellen Zuständen des Syncytiums haben, die auch im Verhalten des Cytoplasmas, zu dessen Beschreibung ich jetzt übergehe, zum Ausdruck kommen.

Das Cytoplasma zeigt bei Färbung nach Delafield-van Gieson eine eigentümliche gelbliche bis rötliche Tönung, durch die die Syncytien sich stets von allen andern histologischen Elementen, auch vom Fettkörper, scharf abheben. Am auffallendsten ist bei Betrachtung des Cytoplasmas die starke Durchsetzung desselben mit mancherlei Hohlräumen, die eine beträchtliche Größe erreichen können. Man erkennt in ihnen nur wenig undeutlich körnige Massen, im allgemeinen scheinen sie von klarer Flüssigkeit erfüllt zu sein. Bei ihrer stärksten Ausbildung erscheinen diese Hohlräume als weite Lacunen (Fig. 16 *lac*). Von diesen nur durch Größe und Form verschieden und vielfach direkt in sie übergehend sind größere Kanäle (Fig. 16 *kan*), die die Zwischenform zwischen den Lacunen und den zahlreichen kleinen Kanälen (Fig. 16 *kanch*) und Gängen bilden, die das Plasma durchsetzen. Die größeren aller dieser Hohlräume zeigen eine recht scharfe Begrenzung, die kleineren heben sich oft nur undeutlich ab und gehen scheinbar stellenweise, wie auch die größeren an ihren Enden, unmerklich in das umliegende Plasma über.

Bei starker Ausbildung der großen Lacunen liegen diese meist in der Mitte des Syncytiums und stehen mit mehreren größeren Kanälen in Verbindung, die sich weit gegen den Rand hin verfolgen lassen (Fig. 16). In diesem Falle nehmen die Kerne, da im Centrum für sie kein Raum ist, die oben an zweiter Stelle erwähnte Lage in den peripheren Partien ein. Sind dagegen die Lacunen nicht vorhanden, sondern nur Kanälchen, so zeigen die Kerne das Bestreben, ins Centrum nahe aneinander zu rücken (Fig. 17).

An der Peripherie des Syncytiums zeigen die Kanälchen eine recht regelmäßige Anordnung (Fig. 16), indem ihre Längsachsen auf der Umgrenzungsfläche des Syncytiums mehr oder minder senkrecht stehen,

was auf eine strahlige Orientierung hinausläuft. Da ferner in dieser Gegend das Cytoplasma einen dichteren Bau zeigt, so entsteht eine gestreifte Randzone (Fig. 16 *rdz*), die sich unter Umständen, und zwar in solchen Fällen, wo im Centrum große Lacunen vorhanden sind, recht deutlich abheben kann; die Kerne (Fig. 16 *k*) liegen dann zwischen der Randzone und den centralen Lacunen.

Da die Kanälchen letzten Endes als Lücken im Gerüstwerk des Cytoplasmas aufzufassen sind, bedeutet ihre strahlige Anordnung in der Randzone eine strahlige Anordnung des Gerüstwerkes. Dieses ist in Syncytien mit centralen Lacunen nur an der Peripherie deutlich zu erkennen; fehlen letztere dagegen, so ist es durch das ganze Syncytium verfolgbar und zeigt dann auf günstigen Präparaten einen bemerkenswerten Aufbau.

Betrachtet man bei solchen Präparaten den größten Schnitt durch das Syncytium (Taf. VII Fig. 17), so bemerkt man eine Orientierung der Gerüstlinien nicht nach einem Centralpunkt, sondern nach einer Achse, die zugleich die Längsachse des Syncytiums darstellt. Die Hauptrichtung der Gerüstlinien ist dieser Achse parallel. Diese Richtung wird jedoch in der Randzone zugunsten der strahligen Anordnung mehr oder minder stark abgeändert, am wenigsten an den Polen der Achse, am stärksten an dem zu ihr gehörigen Äquator. Dieser Verlauf der Gerüstlinien, das Zusammenströmen an einem Pole, die parallele Richtung in der Mittelpartie und das Auseinanderweichen am entgegengesetzten Pole, erinnert in gewisser Weise an den Verlauf der Richtungen der Plasmaströmung bei manchen Amöben, wenn diese ohne Aussendung von Pseudopodien durch Dahinfließen der kompakten Körpermasse sich fortbewegen.

Eine weitere eigentümliche Beobachtung läßt sich an Anschnitten der Randzone der Syncytien machen (Taf. VII Fig. 18). Auf diesen erscheint das Gerüstwerk in Form stark gewundener, mäandrisch verkrümmter Linien. Heben und Senken des Tubus bewirkt nicht ein plötzliches Verschwinden dieser Linien und das Erscheinen andrer ähnlicher, sondern nur ein kontinuierliches Übergehen dieser Linien in andre Formen. Das Gerüstwerk ist demnach nicht als ein Fadenwerk, sondern als ein Wandwerk aufzufassen; es läßt sich, roh ausgedrückt, nicht mit einem Badeschwamm, sondern etwa mit einer Morchel vergleichen.

Es erübrigt nun noch, die Einschlüsse des Cytoplasmas zu besprechen. Solche treten in zwei Formen auf. Einmal kommen sehr kleine, stark färbbare Körnchen vor, die von einem hellen Hofe um-

geben sind. Diese (Taf. VII Fig. 16 *kr*) konnten nur in einem einzigen Falle gut beobachtet werden, wo sie in Anzahl in einem der hinteren Syncytien und zwar hauptsächlich an einem Ende desselben vorhanden waren. In allen andern Fällen, wo auf Schnitten ähnliche Körner zu beobachten waren, schien die Möglichkeit nicht vollkommen ausgeschlossen, daß Verunreinigungen des Präparats vorlagen, was indessen wohl nur für einen Teil dieser Fälle zutraf. Immerhin möge es genügen, hier lediglich auf das Vorkommen dieser Körnchen hinzuweisen.

Regelmäßiger auftretend und, wie sich noch zeigen wird, wichtiger für die Beurteilung der Syncytien sind gewisse Gebilde (Fig. 16 *kgl*), denen man, da ihre Schnittbilder im allgemeinen kreisrund erscheinen, ungefähr Kugelform zuschreiben muß. Sie können recht klein sein, erreichen aber mitunter auch einen Durchmesser, der der Breite der langgestreckten Kerne entspricht. Sie zeigen gleiche Färbung mit dem Plasmagerüst und erscheinen meist homogen, besitzen aber wohl doch eine Struktur. Ihr Vorkommen scheint einigermaßen Hand in Hand zu gehen mit dem Auftreten centraler Lacunen. Sie zeigen sich in jedem Syncytium nur in mäßiger Anzahl.

Nachdem im vorhergehenden die Syncytien eingehend beschrieben worden sind, erhebt sich die Frage, ob diese Gebilde bereits in der Literatur Erwähnung gefunden haben. Eine Durchsicht der Schriften über die Anatomie der *Collembola* nach dieser Richtung ergibt, daß die Syncytien fast von allen Beobachtern mit Schweigen übergangen und demnach wohl übersehen worden sind. Die einzige Ausnahme hiervon findet sich in der Arbeit von FERNALD [90]. Hier gibt der Autor bei der Darstellung der Anatomie von *Anurida maritima* (Guérin) eine durch eine Abbildung ([90] Taf. 49 Fig. 45) erläuterte Bemerkung, die auf die Syncytien bezogen werden kann und muß.

FERNALD sagt: »In the same place«, nämlich »the anterior edge of the fourth abdominal segment«, »I found in sections two nearly spherical masses of cells, slightly resembling gland cells in a stage of degeneration, separated from the hypodermis by the fat body, which here lines the body wall (Fig. 45)«. Diese »masses of cells« stimmen also mit den Syncytien in ihrer Lage auf dem ventralen subepidermalen Fettkörper und in ihrer ungefähr kugeligen Form überein; auch die Vergleichung mit degenerierenden Drüsenzellen ist für die Syncytien nicht von der Hand zu weisen. Jeden Zweifel an der Identität der »masses of cells« mit den Syncytien beseitigt FERNALDS Abbildung; sie gibt die häufig vorkommende länglich ovale Form der

letzteren deutlich wieder, auch der allgemeine histologische Eindruck ist unverkennbar der der Syncytien: im einzelnen ist hervorzuheben, daß die charakteristischen großen Lacunen sich scharf hervorheben, daß aber anderseits in bezug auf Kerne und Cytoplasmaeinschlüsse und -Struktur genaueres aus der Zeichnung nicht zu entnehmen ist.

Über die Identität der Syncytien mit FERNALDS »masses of cells« hinaus läßt sich noch genauer feststellen, daß diese mit den Syncytien des hinteren Paares bei *Orchesella cincta* (Linné) mehreres gemeinsam haben. Hierzu ist dreierlei anzuführen:

Erstens stimmt bei beiden die Lage in bezug auf die Abdominalsegmente ungefähr überein. Die geringe Differenz, daß FERNALD hierbei die »masses of cells« an den Vorderrand des 4. Abdominalsegments verlegt, während oben die Lage der Syncytien des hinteren Paares für das 3. Abdominalsegment angegeben wurde, dürfte kaum von Wichtigkeit sein, denn abgesehen davon, daß infolge der bereits gestreiften Schwierigkeit, die Grenzen der Abdominalsegmente auf der Ventralseite sicher festzustellen, eine der beiden Angaben unzutreffend sein könnte, ist es auch nicht ausgeschlossen, daß die Lage der Syncytien nicht streng an bestimmte Segmente gebunden sein und bei verschiedenen Arten etwas variieren könnte.

Zweitens sind die »masses of cells« bei *Anurida maritima* (Guérin) in gleicher Weise wie die Syncytien des hinteren Paares (Taf. VI Fig. 3, Taf. VII Fig. 16 *hS*) bei *Orchesella cincta* (Linné) »separated from the hypodermis by the fat body«, während die Syncytien des vorderen Paares (Taf. VI Fig. 1 *vS*) bei letzterer Art, wie oben beschrieben, teilweise der Epidermis anliegen. Daß die bei *Orchesella cincta* (Linné) vorhandene Lagebeziehung zwischen den hinteren Syncytien und den Muskeln des Retinaculums (Fig. 3, 16 rm^1, rm^2) auf der Zeichnung von FERNALD nicht zum Ausdrucke kommt, erklärt sich daraus, daß bei *Anurida maritima* (Guérin) mit der Rückbildung des Retinaculums (LABOULBÈNE [64], CLAYPOLE [98]) auch dessen funktionslos gewordene Muskulatur verschwunden sein dürfte.

Drittens ist noch der bei *Orchesella cincta* (Linné) stark hervortretende Unterschied zwischen vorderen und hinteren Syncytien in der Querentfernung der Syncytien eines jeden Paares zu berücksichtigen. Während der gegenseitige Abstand bei den vorderen Syncytien (Fig. 1, 13 *vS*), wie die oben mitgeteilten Messungen zeigen, viel größer ist als der größte Durchmesser eines Syncytiums, ist er bei den hinteren Syncytien (Fig. 3, 16 *hS*) beträchtlich kleiner als dieser. Wie

nun aus der Figur FERNALDS hervorgeht, ist bei den »masses of cells« von *Anurida maritima* (Guérin) das letztere der Fall.

Aus dem Gesagten dürfte mit Sicherheit hervorgehen, daß FERNALDS »masses of cells« bei *Anurida maritima* (Guérin) die Homologa der Syncytien des hinteren Paares bei *Orchesella cincta* (Linné) darstellen. Die Frage, ob bei jener Art auch die Syncytien des vorderen Paares vorhanden sind oder nicht, läßt sich natürlich nur danach, daß FERNALD sie nicht erwähnt, nicht in verneinendem Sinne beantworten; die Entscheidung darüber kann nur eine erneute Untersuchung der mir leider nicht zur Verfügung stehenden Art bringen.

Über die Bedeutung der von ihm beschriebenen Gebilde hat FERNALD eine Vermutung ausgesprochen, die meines Wissens bisher unwidersprochen geblieben ist.

RYDER [86] hat auf »the presence of a very rudimentary spring or elater« »produced from the anterior, inferior part of the fourth abdominal segment« »in the just-hatched larval Anurida« aufmerksam gemacht, während »on the ventral side of the adult no sign of its presence is visible«. Es sei übrigens daran erinnert, daß CLAYPOLE [98], die ebenfalls *Anurida maritima* (Guérin) untersuchte, das Homologon der von RYDER beschriebenen Bildung nur beim Embryo, hier hingegen ähnliche, jedoch kleinere Anhänge auch am zweiten und dritten Abdominalsegmente fand; die Deutung RYDERS, es handle sich um ein Furcularudiment, führt sie an, ohne ihre Meinung darüber zu äußern.

Indem sich FERNALD auf die Mitteilungen von RYDER bezieht und auf die übereinstimmende Lage des angeblichen Furcularudiments und der »masses of cells« hinweist, äußert er sich über diese: »What these masses represent I do not know, unless they are the rudiments of the structure described by RYDER in a stage of degeneration, remaining after all external trace of the structure is lost«. Diese Auffassung der »masses of cells« von *Anurida maritima* (Guérin) als letztes Überbleibsel der rückgebildeten Furcula wird durch den Nachweis ihrer Identität mit den hinteren Syncytien hinfällig, denn nicht nur kommen diese Syncytien bei *Orchesella cincta* (Linné) in genau derselben Ausbildung neben einer Furcula, die nicht die geringste Spur einer Rückbildung zeigt, vor, sondern es zeigt sich bei dieser Art auch, daß sie nicht einmal topographische Beziehungen zur Furcula haben. Auch das Vorhandensein ganz analoger Bildungen, der vorderen Syncytien, im 1. Abdominalsegment bei *Orchesella cincta* (Linné) ist unvereinbar mit der Ansicht von FERNALD. Es kann nach dem Gesagten das Vor-

kommen der hinteren Syncytien bei *Anurida maritima* (Guérin) auch nicht, wie es Fernald tut, als Argument für die Ableitung der eine Furcula entbehrenden *Collembola* von mit Furcula versehenen Formen betrachtet werden, natürlich unbeschadet dessen, daß diese Anschauung für *Anurida maritima* (Guérin) durch die erwähnten Beobachtungen von Ryder, der denn auch auf diese Folgerung verallgemeinernd zweimal mit Nachdruck hinweist, und umfassender unter anderm durch die Auseinandersetzungen von Willem [99] und Philiptschenko [12 *b*] nahegelegt wird.

Die letzten Erörterungen führen naturgemäß auf die Frage, mit welchem Rechte denn nun die Syncytien als Nephrocyten angesprochen werden dürfen.

Daß die *Collembola* überhaupt Nephrocyten besitzen, könnte man durch den Hinweis wahrscheinlich zu machen suchen, daß bei allen andern daraufhin untersuchten *Apterygota* solche nachgewiesen wurden (Bruntz [04, 08 *a*], Philiptschenko [07]), wogegen sich indessen einwenden ließe, daß, wie die Malpighischen Gefäße, bei den *Collembola* auch die Nephrocyten rückgebildet sein könnten; anderseits könnte man das Fehlen der Malpighischen Gefäße auch zugunsten des Vorhandenseins der Nephrocyten auslegen, da nicht anzunehmen sei, daß gleichzeitig zwei Exkretionsorgane verschwunden seien. In ähnlicher Weise zieht ja Šulc [11] die Tatsache der vollkommenen Rückbildung der Malpighischen Gefäße bei den *Aphiden* als Stütze für die Annahme excretorischer Tätigkeit der Mycetome dieser Tiere heran.

Derartigem widerspruchsvollen Theoretisieren gegenüber würde der experimentelle Nachweis der Nephrocyten sofort Klarheit schaffen. Das zu diesem Zwecke einzuschlagende Verfahren ist bekanntlich die Injektion gewisser Farblösungen in die Leibeshöhle. Auf die historische Entwicklung dieser Methode brauche ich hier nicht einzugehen, sie ist von Bruntz [04] ausführlich dargestellt worden. Auch die Streitfrage, ob die Aufspeicherung der injizierten Farbstoffe durch bestimmte Organe wirklich den Schluß auf eine excretorische Funktion derselben rechtfertigt, ist hier nicht zu erörtern, es kann hier ebenfalls auf eine Schrift von Bruntz [10] verwiesen werden, wo die in Betracht kommende Literatur zusammengestellt und die Frage in bejahendem Sinne beantwortet wird. Aber selbst wenn, was nicht wahrscheinlich ist, die Ansicht von Bruntz in dieser Sache sich als irrig herausstellen sollte, so daß die farbstoffspeichernden Organe nicht als excretorische ange-

sprochen werden dürften, bleibt die Analogie aller dieser Organe bei verschiedenen Formen bestehen, ein Punkt, der als Begründung für die folgenden vergleichenden Bemerkungen ausreicht.

Auf die *Apterygota* ist das Injektionsverfahren zuerst von BRUNTZ [04], dann von PHILIPTSCHENKO [07] angewendet worden. Beide Forscher untersuchten ectognathe *Thysanura* in bezug auf Nephrocyten bzw. Pericardialzellen, indem sie ammoniakalischen Karmin in die Leibeshöhle injizierten. Dieses Vorgehen wäre daher auch für die *Collembola* das gegebene.

Leider stellen sich dem aber bei den *Collembola* große Schwierigkeiten entgegen, nämlich einmal die geringe Körpergröße, worauf schon BRUNTZ [04] für die Wirbellosen im allgemeinen und für die *Thysanura* im besondern hinweist, obgleich die *Thysanura* den *Collembola* beträchtlich an Körpergröße überlegen sind, zweitens aber die äußerst hohe Empfindlichkeit der *Collembola* gegen Abweichungen von ihren natürlichen Lebensbedingungen, die von verschiedenen Seiten, so z. B. von SOMMER [85], PHILIPTSCHENKO [06], HOFFMANN [08] und andern, bestätigt worden ist. Unter diesen Umständen dürfte das Injektionsverfahren bei den *Collembola* wenig Aussicht auf Erfolg haben, zumal wenn an günstigeren Objekten erworbene Erfahrung fehlt; ich habe daher die Injektionsversuche vorläufig aufgeschoben, bis ich über letztere verfügen werde.

Eine andre Methode zur Aufsuchung der Excretionsorgane — ich verweise abermals auf BRUNTZ [04] — besteht darin, daß man Wassertiere in Lösungen oder Suspensionen von Farbstoffen hält. Da die Farbstoffe in diesem Falle auf dem Umwege durch den Darm in das Blut gelangen, bedeutet dies für Landtiere eine Fütterung mit den Farbstoffen. Diese den natürlichen Verhältnissen weit näher kommende Methode hat PHILIPTSCHENKO [08] bereits auf die Labialnieren — so nannte BRUNTZ [04] diese Organe bei den *Thysanura* — der *Collembola* angewendet; er beobachtete »Ausscheidung von Indigokarmin in der tubulösen Drüse einer *Collembole*, und zwar von *Isotoma* (*Folsomia*) *fimetaria* L.«, »welche Erde mit darein gemischtem verriebenen Indigokarmin gefressen hatte«. Wenn BRUNTZ [08 *b*] an der Zuverlässigkeit dieses Versuchs zweifelt, indem er sagt: »Le produit coloré que PHILIPTSCHENKO a vu dans les ‚glandes tubuleuses', est probablement entré accidentellement mais n'a pas dû être éliminé«, so denkt er offenbar an die Möglichkeit, daß die Farbstoffe durch die Ausführungsgänge eingedrungen sein könnten, was indessen unwahrscheinlich ist, da dieses Eindringen gegen die Strömungsrichtung der austretenden Flüssigkeit

geschehen müßte. Für die Nephrocyten als Organe ohne Ausführgänge kommt jedenfalls eine derartige Möglichkeit nicht in Frage, und für sie ist die Fütterungsmethode ganz einwandfrei.

Ich habe sie denn auch bei *Orchesella cincta* (Linné) angewendet. Es wurden 12 größere Tiere in einer Glasschale eingezwingert, deren Boden mit Erde, Rindenstücken und andern Pflanzenteilen bedeckt war, nachdem dies alles vorher mit einer wässerigen Lösung von ammoniakalischem Karmin getränkt worden war. Die Tiere wurden nacheinander in Abständen von 1—2 Tagen in absolutem Alkohol fixiert, nachdem sie 5—17 Tage im stets feucht gehaltenen Zwinger gelebt hatten. Ein einziges Tier starb eines natürlichen Todes. Auf den angefertigten Schnittserien zeigte sich nun zwar, daß sämtliche Tiere von dem Karmin gefressen hatten, welches oft das ganze Lumen des Mitteldarmes erfüllte, anderseits aber ergab sich, daß das Karmin vom Mitteldarmepithel nicht absorbiert wurde und daher nicht in das Blut und zu den Syncytien gelangte. In diesem Falle war der Nachweis der Nephrocytennatur der Syncytien durch die Fütterungsmethode also mißglückt; daß er auf diesem Wege unmöglich wäre, möchte ich aber hieraus im Hinblick auf den oben mitgeteilten Befund von PHILIPTSCHENKO [08] an *Isotoma fimetaria* (Linné) nicht schließen. Vielleicht führen Versuche mit abgeänderten Bedingungen (längere Zeitdauer, andre Futtermittel) zum Ziele.

Da durch das Experiment keine Bestätigung des excretorischen Charakters der Syncytien erlangt werden konnte, muß nach Beweismitteln andrer Art Umschau gehalten werden. Eine starke Stütze für die Ansicht, daß die Syncytien Nephrocyten sind, liegt in ihrer weitgehenden Übereinstimmung mit Zellen, für die der excretorische Charakter experimentell nachgewiesen ist, nämlich den Nephrocyten gewisser *Thysanura*, die nach den Untersuchungen von BRUNTZ [04, 08 *a*] ammoniakalischen Karmin speichern. Im folgenden werde ich nur die zweite, endgültige Arbeit von BRUNTZ [08 *a*] heranziehen, einmal weil BRUNTZ in seiner größeren Arbeit [04] die Ergebnisse seiner Beobachtungen an *Machilis polypoda* (Linné) unzulässigerweise auch auf *Lepisma saccharinum* Linné übertragen hat, was PHILIPTSCHENKO [07] zuerst erkannte und BRUNTZ [08 *a*] selbst dann bestätigte, außerdem weil BRUNTZ in der ersten Arbeit [04] mehreres, was unten zu besprechen sein wird, z. B. das Fehlen der Pericardialzellen bei *Machilis*, das Vorkommen ventraler Nephrocyten bei *Lepisma* und *Machilis*,

nicht oder wenigstens nicht so klar wie in der zweiten Arbeit [08 *a*] ausgesprochen hat.

Bruntz [08 *a*] unterscheidet bei den *Thysanura* zwei Typen in der Verteilung der Nephrocyten, nämlich »Type *Machilis*«: »Les néphrocytes présentent des caractères analogues à ceux des cellules adipeuses«, und »Type *Lépisme*«: »Les néphrocytes présentent des caractères assez différents de ceux des cellules adipeuses«. Hiernach wären die Syncytien der *Collembola*, die ja, wie wir sahen, vom Fettkörper sich scharf abheben, dem *Lepisma*-Typus zuzurechnen. In der Tat sind die Nephrocyten von *Lepisma saccharinum* Linné nach den Abbildungen von Bruntz ([08 *a*] Taf. 16 Fig. 5, 6) den Syncytien von *Orchesella cincta* (Linné) außerordentlich ähnlich. In beiden Fällen finden sich die großen Lacunen (Taf. VII Fig. 16 *lac*), sowie die eigentümlichen kleineren und größeren kugeligen Gebilde (Fig. 16 *kgl*). Von diesen letzteren sagt Bruntz [08 *a*]: »Ce sont ces boules qui se colorent en rose après élimination de carmin ammoniacal«. Der übereinstimmende Habitus der Nephrocyten dort und der Syncytien hier läßt keinen Zweifel darüber, daß beides analoge Bildungen sind.

Nichtsdestoweniger finden sich natürlich Unterschiede. So sind bei *Lepisma saccharinum* Linné die »boules« zahlreicher als bei *Orchesella cincta* (Linné). Ferner ist die Zahl der Kerne eines Nephrocytenkomplexes bei jener Art mitunter größer als bei dieser; einer der von Bruntz abgebildeten Komplexe ([08 *a*] Taf. 16 Fig. 6) entspricht mit seinen 2 Kernen ganz den Syncytien, der andre ([08 *a*] Taf. 16 Fig. 5) dagegen weist trotz anscheinend nicht vollständiger Abbildung 9 Kerne auf, während für die Syncytien oben 6—7 als Maximum angegeben wurde.

Wichtiger als diese geringen Abweichungen ist der Umstand, daß Bruntz [08 *a*] für die Nephrocyten von *Lepisma saccharinum* Linné den syncytiellen Charakter energisch in Abrede stellt. Bruntz denkt sich nämlich die großen Lacunen dadurch entstanden, daß »la fixation a légèrement rétracté les corps cellulaires (fig. 5)«. Er betrachtet also die Lacunen als intercellulär, nach der oben vertretenen Auffassung dagegen wären sie bei *Orchesella cincta* (Linné) intrasyncytiell. Doch gibt Bruntz auch für *Lepisma saccharinum* Linné das Vorkommen intracellulärer Lacunen an; eine solche ist seiner Meinung nach die »lacune centrale« ([08 *a*] Taf. 16 Fig. 6), die also von den ([08 *a*] Taf. 16 Fig. 5) dargestellten Bildungen, die von Bruntz übrigens gar nicht bezeichnet werden, scharf zu scheiden wäre.

Es ist also zu erwägen, ob bei *Orchesella cincta* (Linné) die Lacunen intercellulär sein könnten. Dagegen spricht aber vielerlei (vgl. Taf. VII

Fig. 16): Zunächst sind sie nicht überall scharf begrenzt, die mit ihnen in Verbindung stehenden großen Kanäle dringen ferner nicht ganz bis an den Rand des Syncytiums vor und sind kaum scharf von den kleineren Hohlräumen im Plasma zu trennen. Für ihre Natur als Intercellularräume ließe sich ins Feld führen, daß sie oft mehr oder minder deutlich das Syncytium in mehrere kernhaltige Abschnitte teilen, die man als Zellen ansprechen könnte. Indessen werden in ganz derselben Weise auch kernlose Teile lose abgegrenzt, und die Teilung ist nicht bis an die Peripherie zu verfolgen, vielmehr gehen hier die einzelnen Abschnitte ohne Grenze ineinander über. Außerdem finden sich große Kanäle auch zwischen Kernen und Syncytialperipherie. Daß die großen Lacunen ihren Platz in der Mitte des Syncytiums einnehmen und dadurch die peripherisch liegenden Kerne voneinander trennen, ist verständlich. Es ist ja auch oben darauf hingewiesen worden, daß beim Fehlen der großen Lacunen die Kerne in der Mitte des Syncytiums nahe aneinanderrücken (Fig. 17); in diesem Falle ist von einer Existenz einzelner getrennter Zellen keine Spur zu entdecken. Gegen die Annahme eines Zellhaufens spricht auch (Fig. 16) die einheitliche, keine Einschnitte aufweisende Umgrenzung jedes Syncytiums, die einheitliche gestreifte Randzone und (Fig. 17) die einheitliche Anordnung des Plasmagerüstes, die beim Fehlen centraler Lacunen hervortritt.

Aus dem Vorstehenden dürfte mit großer Wahrscheinlichkeit hervorgehen, daß die großen Lacunen intrasyncytielle Bildungen sind. Es ergibt sich daher für die Nephrocyten von *Orchesella cincta* (Linné) dasselbe Resultat wie für die von PHILIPTSCHENKO [07] untersuchten Pericardialzellen von *Ctenolepisma lineatum* (Fabricius): In beiden Fällen handelt es sich nicht um Zellhaufen, sondern um Syncytien, in letzterem um »Pericardialsyncytien«, in ersterem um Nephrosyncytien.

Diese Feststellungen erregen Bedenken gegen die Darstellung von BRUNTZ [08 a] für *Lepisma saccharinum* Linné. Es ist schwer, sich vorzustellen, daß die von ihm abgebildeten, den Lacunen bei *Orchesella cincta* (Linné) so sehr ähnlichen Gebilde mit diesen nichts Gemeinsames haben sollten. Es sei noch darauf hingewiesen, daß seine Figur ([08 *a*] Taf. 16 Fig. 5) deutlich zeigt, daß die angeblichen Intercellularräume zum Teil an ihren Enden ins Plasma übergehen und die Peripherie des Zellkomplexes nicht erreichen, ganz wie die Lacunen von *Orchesella cincta* (Linné). Auch zeigt die Figur die oben erwähnten kernlosen Abschnitte. Stärker noch erschüttert wird das Vertrauen in die Richtigkeit der BRUNTZschen Angaben dadurch, daß er selbst auch eine intracelluläre »lacune centrale« abbildet ([08 *a*] Taf. 16 Fig. 6), die nach

der Tafelerklärung allerdings an einer Stelle liegen soll, wo »entre deux néphrocytes voisins la membrane a disparu«, und daß er ferner für einen Teil der Nephrocyten Zweikernigkeit angibt. Damit widerspricht er strenggenommen sich selbst, denn eine Zelle mit zwei gleichwertigen Kernen ist eben schon ein Syncytium. Jedenfalls ist eine Nachuntersuchung der Nephrocyten von *Lepisma saccharinum* Linné daraufhin, ob diese Zellhaufen oder Syncytien darstellen, wünschenswert.

Im Anschluß hieran möchte ich noch auf die Monographie der Larve von *Mycetophila ancyliformans* Holmgren von HOLMGREN [07] hinweisen. HOLMGREN bezeichnet nach ihrer Lage zwei Gewebearten als die »subvasalen« und die »suboesophagealen Fettgewebe«: erstere sind »Pericardialzellen«, letztere weisen »genau dieselbe histologische Zusammensetzung« auf und werden »Suboesophagealzellen« genannt. HOLMGREN gibt nun für die Pericardialzellen »im Zellkörper« »große verzweigte Hohlräume« und »peripherisch« »streifige Struktur« an und bildet beides für die Suboesophagealzellen auch ab. Diese Abbildung ([07] Taf. 5 Fig. 71 *a*)[1] zeigt, daß es sich um analoge Bildungen handelt, wie die Lacunen bzw. den gestreiften Randsaum der Syncytien von *Orchesella cincta* (Linné). Sie zeigt ferner, daß unter den Suboesophagealzellen von *Mycetophila ancyliformans* Holmgren neben Einzelzellen, die im Texte allein erwähnt werden, auch mindestens zweikernige Suboesophagealsyncytien vorkommen, die im Aussehen äußerst stark an die Nephrosyncytien von *Orchesella cincta* (Linné) erinnern. Für die Deutung der letzteren als Analoga der Pericardialzellen und Nephrocyten scheint mir ihre weitgehende Übereinstimmung mit den von HOLMGREN beschriebenen Pericardial- und Suboesophagealzellen von *Mycetophila ancyliformans* Holmgren eine starke Stütze zu sein, weshalb ich diese Hinweisung hier einschalte.

Endlich sind noch einige Bemerkungen über die Lokalisierung der Nephrocyten von *Orchesella cincta* (Linné) im Vergleich zu denen andrer *Insecta* am Platze.

Das Auffallendste ist sicherlich das Fehlen der Pericardialzellen bei *Orchesella cincta* (Linné). Ein solches Verhalten ist bisher nur in einem einzigen Falle bekannt geworden und zwar durch BRUNTZ [08 *a*] bei *Machilis maritima* (Leach) und *Machilis polypoda* (Linné). Jeden-

[1] Wie mir Herr Dr. HOLMGREN freundlichst bestätigte, muß es in seiner Arbeit auf p. 76 in der Erklärung von Tafel V heißen: Fig. 70. Umriß einer Pericardialzelle der Larve *A*. Fig. 71. *a*) Suboesophagealzelle der Larve *G*. *b*) Umriß einer Suboesophagealzelle der Larve *G*.

falls geht hieraus hervor, daß es vollkommen berechtigt war, wenn DEEGENER [13] die Literaturangaben nur mit Vorbehalt dahin zusammenfaßte: »Die Pericardialzellen finden sich als eigentümliche Elemente, wie es scheint, bei allen Insekten«. Denn dieser Satz muß auf die *Pterygota* beschränkt werden. Bei den *Apterygota* dagegen zeigt sich ein wechselndes Verhalten. Unter den *Thysanura* sind Pericardialzellen vorhanden bei *Ctenolepisma lineatum* (Fabricius) (PHILIPTSCHENKO [07]), *Lepisma aureum* Dufour (PHILIPTSCHENKO [07]) und *Lepisma saccharinum* Linné (BRUNTZ [08 *a*]), fehlen dagegen bei *Machilis polypoda* (Linné) (BRUNTZ [08 *a*]) und *Machilis maritima* (Leach) (BRUNTZ [08 *a*]). Unter den *Collembola* fehlen sie bei der einzigen bisher daraufhin untersuchten Form, *Orchesella cincta* (Linné).

Während nach BRUNTZ [08 *a*] »chez les *Machilis*« »cette absence de véritables néphrocytes péricardiaux peut s'expliquer par ce fait que les néphrocytes épars sont néanmoins localisés dans le sinus péricardial«, trifft letzteres für *Orchesella cincta* (Linné) nicht zu; diese Form bildet vielmehr, da die dorsale Körperhälfte überhaupt keine Nephrocyten enthält, unter den *Insecta* die einzige bis jetzt bekannte Ausnahme des Satzes von BRUNTZ [04]: »Il existe toujours des néphrocytes de chaque côté du tube dorsal«.

Was nun die ventrale Lage der Nephrocyten bei *Orchesella cincta* (Linné) anbelangt, so ist dieses Verhalten nicht etwas dieser Art allein Zukommendes. Unter den *Apterygota* — die *Pterygota* mögen hier unberücksichtigt bleiben — kommen ventrale Nephrocyten nach BRUNTZ [08 *a*] bei *Lepisma saccharinum* Linné, *Machilis maritima* (Leach) und wohl auch *Machilis polypoda* (Linné) vor, die sich indessen von den ventralen Nephrosyncytien von *Orchesella cincta* (Linné) in zweierlei Weise unterscheiden: Jene sind, wie gesagt, neben dorsalen Nephrocyten, diese allein vorhanden, jene sind auf den Thorax, diese auf das Abdomen beschränkt.

Man sieht also, daß die Ausbildung rein ventraler, rein abdominaler Nephrosyncytien, die in zwei Paaren mit topographischer Beziehung zu Ventraltubus und Retinaculum angeordnet sind, eine sehr eigenartige und charakteristische anatomische Besonderheit von *Orchesella cincta* (Linné) bildet.

Die nächsten Aufgaben weiterer Forschung werden sein: zunächst der Versuch, den experimentellen Nachweis der Nephrocytennatur der Syncytien auf irgend eine Weise doch noch zu erbringen, und ferner die Untersuchung andrer *Collembola*, namentlich der Vertreter der *Symphypleona*, auf die Syncytien hin.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

A. Anatomie von *Orchesella cincta* (Linné):

1. Der abdominale Fettkörper gliedert sich in Innen- und Subepidermalstränge; letztere sind 1 Dorsalstrang, 1 Medialstrang, 2 Ventral- und 2 Lateralstränge.

2. Die Innenstränge treten im 1., 2., 3. und 4. Abdominalsegmente jederseits an je 1 Stelle mit der Epidermis in Verbindung, im 4. Segmente auch mit den Lateralsträngen. Die Verbindungen des 1., 2. und 3. Segments liegen dorsal und sind homodynam, die Verbindung des 4. Segments liegt ventrilateral.

3. Der manubriale Fettkörper ist subepidermal und gliedert sich in 2 Lateralstränge und 1 Medialstrang.

4. Das Retinaculum wird durch 2 Muskelpaare bewegt.

5. Im Manubrium finden sich 1 Paar Längsmuskeln, 1 schwacher basaler Quermuskel und 2 Quermuskelgruppen. Die Längsmuskeln drehen die Dentes vor dem Sprunge laterad, um sie von Ventraltubus und Retinaculum abzuheben; diese Bewegung wird rückgängig gemacht durch die Elastizität des manubrialen Chitinskelets.

6. Als Excretionsorgane kommen Labialnieren, Urocyten, Mitteldarmepithel und Nephrocyten in Betracht.

7. Pericardialzellen fehlen; die Nephrocyten liegen rein ventral und abdominal und sind als paarige Syncytien entwickelt; man unterscheidet ein vorderes und ein hinteres Paar, mit topographischer Beziehung zu Ventraltubus und Retinaculum.

B. Berichtigungen von Angaben früherer Autoren:

1. Die von v. Olfers [62] beschriebenen vermeintlichen Luftsäcke des Tracheensystems sind die verkannten Harnzellen des Fettkörpers.

2. Fernalds [90] Deutung der von ihm aufgefundenen »masses of cells« bei *Anurida maritima* (Guérin) als Furcularudimente ist unhaltbar; die »masses of cells« sind das hintere Paar der Nephrosyncytien.

Berlin-Lichterfelde, im Januar 1914.

Verzeichnis der aufgeführten Schriften.

Becker, E. [10], Zum Bau des Postantennalorgans der Collembolen. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 94, S. 327. Leipzig 1910.

Bruntz, L. [04], Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Archives de Biologie v. 20, p. 217. (Liège) Paris 1904.

— [08 a], Nouvelles recherches sur l'excrétion et la phagocytose chez les Thysanoures. Archives de Zoologie expérimentale et générale 4. série v. 8, p. 471. Paris 1908.

— [08 b], Les reins labiaux et les glandes céphaliques des Thysanoures. Archives de Zoologie expérimentale et générale 4. série v. 9, p. 195. Paris 1908.

— [10], Sur le rôle excréteur des cellules (néphrocytes) qui éliminent les liquides colorés des injections physiologiques. Annales des sciences naturelles. Zoologie 9. série v. 12, p. 265. Paris 1910.

Bullrich, O. [13], Beiträge zur Kenntnis der Cynipidenlarven. Inaugural-Dissertation. Berlin 1913.

Claypole, A. M. [98], The Embryology and Oögenesis of Anurida maritima (Guér). Journal of Morphology v. 14, p. 219. Boston 1898.

Deegener, P. [13], Zirkulationsorgane und Leibeshöhle. Handbuch der Entomologie, herausgegeben von Chr. Schröder Bd. 1, S. 383. Jena 1913.

Fernald, H. T. [90], The Relationships of Arthropods. Johns Hopkins University Baltimore. Studies from the Biological Laboratory v. 4, p. 431. Baltimore 1890.

Folsom, J. W. and Welles, M. U. [06], Epithelial Degeneration, Regeneration, and Secretion in the Mid-intestine of Collembola. University of Illinois. The University Studies v. 2, p. 97. Urbana 1906.

Haase, E. [89], Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden. Morphologisches Jahrbuch Bd. 15, S. 331. Leipzig 1889.

Heymons, R. [97], Über die Bildung und den Bau des Darmkanals bei niederen Insekten. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin, Jahrgang 1897, S. 111. Berlin 1897.

Hoffmann, R. W. [04], Über den Ventraltubus von Tomocerus plumbeus L. und seine Beziehungen zu den großen unteren Kopfdrüsen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Zoologischer Anzeiger Bd. 28, S. 87. Leipzig 1904.

— [08], Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge und über das Kopfnervensystem von Tomocerus plumbeus L. III. Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 89, S. 598. Leipzig 1908.

Holmgren, N. [07], Monographische Bearbeitung einer schalentragenden Mycetophilidenlarve (Mycetophila ancyliformans n. sp.). Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 88, S. 1. Leipzig 1907.

Laboulbène, A. [64], Recherches sur l'Anurida maritima, Insecte Thysanoure de la famille des Podurides. Annales de la Société entomologique de France 4. série v. 4, p. 705. Paris 1864.

LUBBOCK, J. [62], Notes on the Thysanura. Part I. Smynthuridae. The Transactions of the Linnean Society of London v. 23, p. 429. London 1862.

— [70], Notes on the Thysanura. Part IV. The Transactions of the Linnean Society of London v. 27, p. 277. London 1870.

— [73], Monograph of the Collembola and Thysanura. The Ray Society. London 1873.

NABERT, A. [13], Die Corpora allata der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 104, S. 181. Leipzig 1913.

NICOLET, H. [42], Recherches pour servir à l'histoire des Podurelles. Nouveaux mémoires de la Société helvétique des sciences naturelles v. 6. Neuchâtel 1842.

OLFERS, E. v. [62], Annotationes ad anatomiam Podurarum. Dissertatio inauguralis. Berlin 1862.

PHILIPTSCHENKO, J. [06], Anatomische Studien über Collembola. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 85, S. 270. Leipzig 1906.

— [07], Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. I. Über die excretorischen und phagocytären Organe von Ctenolepisma lineata F. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 88, S. 99. Leipzig 1907.

— [08], Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. II. Über die Kopfdrüsen der Thysanuren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 91, S. 93. Leipzig 1908.

— [12 a], Zur Kenntnis der Apterygotenembryologie. Zool. Anz. Bd. 39, S. 43. Leipzig 1912.

— [12 b], Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. III. Die Embryonalentwicklung von Isotoma cinerea Nic. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 103, S. 519. Leipzig 1912.

PROWAZEK, S. [00], Bau und Entwicklung der Collembolen. Arbeiten aus den Zoologischen Instituten der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest Bd. 12, S. 335. Wien 1900.

RIBAUCOURT, É. DE [01], Les néphrocytes. Comptes rendus hebdomadaires des séances (et mémoires) de la Société de Biologie v. 53, p. 43. Paris 1901.

RYDER, J. A. [86], The Development of Anurida maritima Guerin. The American Naturalist v. 20, p. 299. Philadelphia 1886.

SCHÄFFER, C. [96], Die Collembola der Umgebung von Hamburg und benachbarter Gebiete. Mitteilungen aus dem Naturhistorischen Museum in Hamburg Bd. 13, S. 147. Hamburg 1896.

— [98], Die Collembola des Bismarck-Archipels. Archiv für Naturgeschichte. Bd. 64 I, S. 393. Berlin 1898.

SCHNEIDER, K. C. [02], Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.

— [08], Histologisches Praktikum der Tiere. Jena 1908.

SCHUBERG, A. [10], Zoologisches Praktikum. I. Band: Einführung in die Technik des zoologischen Laboratoriums. Leipzig 1910.

SCHULZE, F. E. [08], Proximal und distal. Zool. Anz. Bd. 33, S. 620. Leipzig 1908. Anatom. Anz. Bd. 33, S. 369. Jena 1908.

SOMMER, A. [85], Über Macrotoma plumbea. Beiträge zur Anatomie der Poduriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41, S. 683. Leipzig 1885.

Šulc, K. [11], »Pseudovitellus« und ähnliche Gewebe der Homopteren sind Wohnstätten symbiotischer Saccharomyceten. Sitzungsberichte der Königl. Böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe. Jahrgang 1910, nr. 3. Prag 1911.

Tullberg, T. [72], Sveriges Podurider. Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar v. 10, nr. 10. Stockholm 1872.

Uzel, H. [98], Studien über die Entwicklung der apterygoten Insecten. (Königgrätz) Berlin 1898.

Willem, V. [99], Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. Mémoires couronnés et mémoires des savants étrangers publiés par l'Académie royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique v. 58, nr. 3. Brüssel 1899—1900.

— [01], Les glandes céphaliques des Orchesellen. Archives de Biologie v. 17, p. 653). (Liège) Paris 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

Abd, Abdominalsegment;
an, Anus;
b, Bein (Querschnitt);
cu, Cuticula;
dens (*dentes*), Dens (Dentes) der Furcula;
dism, Muskeln der distalen Quermuskelgruppe des Manubriums;
dors, Dorsalstränge des abdominalen subepidermalen Fettkörpers;
dvb, Dorsale Verbindung der Innenstränge des Fettkörpers mit der Epidermis im zweiten Abdominalsegment;
dvm, Dorsoventralmuskeln des Abdomens;
ed, Enddarm;
edm, Enddarmmuskulatur;
ep, Epidermis;
fk, Subepidermaler Fettkörper;
fs, Faserband der proximalen Muskelgruppe des Manubriums;
gangl, Metathoraco-Abdominalganglion;
gö, Genitalöffnung;
h S, Nephrosyncytien des hinteren Paares;
inn, Innenstränge des abdominalen Fettkörpers;
k, Kern;
kan, Größere Kanäle in den Nephrosyncytien;
kanch, Kleinere Kanäle in den Nephrosyncytien;
kgl, Kuglige Plasmaeinschlüsse der Nephrosyncytien;
kr, Körnige Plasmaeinschlüsse der Nephrosyncytien;
lac, Lacunen in den Nephrosyncytien;
läm, Dorsale Längsmuskeln des Abdomens;
lat, Lateralstränge des abdominalen subepidermalen Fettkörpers;
lm, Längsmuskeln des Manubriums;

lmbs, Proximale Insertion der Längsmuskeln des Manubriums;
lt, Lateralstränge des manubrialen Fettkörpers;
ltbs, Proximaler gemeinsamer Basalteil der Lateralstränge des manubrialen Fettkörpers;
man, Manubrium;
md, Mitteldarm;
mdl, Medialstrang des manubrialen Fettkörpers;
med, Medialstrang des abdominalen subepidermalen Fettkörpers;
membr, Syncytialmembran der Nephrosyncytien;
msc, Muskel, der an der Lateralfläche der vorderen Nephrosyncytien entlangstreicht;
mu, Muskulatur;
n, Seitennerv des Metathoraco-Abdominalganglions, der an der Medialfläche der vorderen Nephrosyncytien entlangstreicht;
ncl, Nucleolus;
ov, Ovarium;
pgm, Pigment der Epidermis;
prxm, Muskeln der proximalen Quermuskelgruppe des Manubriums;
pyl, Pylorusgegend;
qf, Querfalte der ventralen Cuticula zwischen erstem und zweitem Abdominalsegment;
qm, Schwacher Quermuskel an der Basis des Manubriums;
rdz, Gestreifte Randzone der Nephrosyncytien;
ret, Retinaculum (Anschnitt);
rg, Rückengefäß;
rm, Muskeln des Retinaculums;
test, Testis;
Th, Thoracalsegment;
ventr, Ventralstränge des abdominalen subepidermalen Fettkörpers;
vf, Ventralfurche des Abdomens zur Aufnahme der Furcula in der Ruhelage;
vS, Nephrosyncytien des vorderen Paares;
vt, Ventraltubus (Anschnitt);
vrb, Ventrilaterale Verbindung der Innenstränge mit Epidermis und Lateralsträngen im vierten Abdominalsegment.

Tafel VI.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf *Orchesella cincta* (Linné) und sind mit dem Abbéschen Zeichenapparat angelegt. Fig. 1—10 und 13 sind mit Objektiv 4 und Ocular I, Fig. 14 und 15 mit Objektiv 4 und Ocular 3, Fig. 12 und 16—18 mit Ölimmersion 1/12 und Ocular I, sämtlich von Leitz, gesehen.

Fig. 1. Etwas schiefer Transversalschnitt an der Grenze des ersten und zweiten Abdominalsegments. Vergr. 115: 1.

Fig. 2. Transversalschnitt durch den mittleren Teil des zweiten Abdominalsegments. Vergr. 115: 1.

Fig. 3. Transversalschnitt durch das dritte Abdominalsegment. Vergr. 115: 1.

Fig. 4. Transversalschnitt durch das vierte Abdominalsegment. Vergr. 115: 1.

Fig. 5. Querschnitt durch den distalen Teil des Manubriums. Vergr. 115:1.

Fig. 6. Querschnitt durch den mittleren Teil des Manubriums auf der Höhe der distalen Quermuskelgruppe. Vergr. 115: 1.

Fig. 7. Querschnitt durch den proximalen Teil des Manubriums auf der Höhe der proximalen Quermuskelgruppe. Vergr. 115: 1.

Fig. 8—9. Zwei aufeinanderfolgende Transversalschnitte durch das fünfte Abdominalsegment mit der Furculabasis, in Fig. 8 nur der ventrale Teil des Schnittes wiedergegeben. Vergr. 115: 1.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch die Furcula seitlich von der Medianebene. Vergr. 115:1.

Fig. 11. Schema der Furcula (schwarz) zur Erläuterung der Wirkungsweise der manubrialen Längsmuskeln (rot); ausgezogene Linien: Furcula in Ruhe, gestrichelte Linien: Furcula bei kontrahierten Längsmuskeln.

Fig. 12. Retinaculum. Umrißlinien der Arme. Vergr. 625: 1.

Tafel VII.

Fig. 13. Etwas schiefer Frontalschnitt durch das Metathoraco-Abdominalganglion mit den vorderen Nephrosyncytien. Vergr. 115: 1.

Fig. 14—15. Sagittalschnitte durch die vorderen Nephrosyncytien eines reifen ♂, linksseitig (Fig. 14) normal, rechtsseitig (Fig. 15) anormal. Vergr. 175:1.

Fig. 16. Frontalschnitt durch die hinteren Nephrosyncytien. Umgebung nur angedeutet. Vergr. 625: 1.

Fig. 17. Schnitt durch ein vorderes Nephrosyncytium, nur die Anordnung des Plasmagerüstwerks zeigend. Vergr. 625: 1.

Fig. 18. Schnitt durch die Randzone eines vorderen Nephrosyncytiums, nur das Gerüstwerk wiedergegeben. Vergr. 625: 1.

Die Muskulatur von Astacus fluviatilis (Potamobius astacus L.)

Ein Beitrag zur Morphologie der Decapoden.

Von

Walter Schmidt.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Marburg.)

Mit 26 Figuren im Text.

Inhalt.

Einleitung.

Vorliegende, rein anatomische Arbeit soll sich auf die Beschreibung der Morphologie der Stamm- und Extremitätenmuskulatur beschränken. Während der Flußkrebs schon frühe Gegenstand zahlreicher Untersuchungen war, ist eine Beschreibung der Morphologie der Muskulatur erst spät erfolgt. W. L. SUCKOW gibt im Jahre 1818 an Hand zahlreicher Abbildungen eine kurze Beschreibung der Stamm- und Extremitätenmuskeln des Flußkrebses. Ohne ihn zu erwähnen, beschreibt M. MILNE EDWARDS im Jahre 1834 eingehend die dorsale und ventrale Stammesmuskulatur des Hummers, der ganz ähnliche Verhältnisse wie der Flußkrebs aufweist. Da mir selbst zur Untersuchung des Hummers nur zwei Exemplare zur Verfügung standen, konnte ich seinen Angaben nur wenige Ergänzungen beifügen. Auf die Extremitätenmuskulatur geht MILNE EDWARDS nur ganz allgemein ein und unterscheidet zwischen muscles fléchisseurs et extenseurs. Dieselben Bezeichnungen wendet M. VICTOIRE LEMOINE an, der an Hand des großen Scheerenfußes die Extremitäten behandelt und auf die Lage der Muskeln hauptsächlich nach der Anordnung der Sehnen schließt. Eine eingehende Beschreibung der Muskeln der Schreitfüße gibt TH. LIST, der sie ebenfalls als Beuger und Strecker bezeichnet. Die Muskeln inserieren sämtlich mittels Chitinsehnen, die nicht unmittelbar an den Proximalrändern der jeweiligen Glieder angreifen, sondern an der Gelenkhaut an einer durch Kalkeinlagerung verstärkten Platte, die dicht an dem Rande des Gliedes gelegen und mit ihm beweglich verbunden ist. Die Basalmuskeln der Augen sind für den Hummer von F. MOCQUARD beschrieben, während GERSTAECKER und ORTMANN ebenso wie GIESBRECHT eine Zusammenfassung der Untersuchungen der Muskulatur der Dekapoden geben, ohne neue Tatsachen aufzuführen. Nicht unerwähnt darf die Monographie von HUXLEY: »Der Krebs« bleiben, die einige allgemeine Angaben bringt, ohne sich zu sehr in Einzelheiten zu verlieren. Sie diente mir hauptsächlich zur Einführung für meine Untersuchungen und ihr sind die Skeletbezeichnungen entnommen.

So weit es angängig erschien, sind die Muskelbezeichnungen dieser Autoren nach Übersetzung ins Lateinische beibehalten worden, stets aber in Klammern beigefügt. Bei der Benennung der Muskeln habe ich mich von dem Gedanken leiten lassen, durch gleichartige Bezeichnungen die homologen Muskeln der einzelnen Segmente hervorzuheben,

ein Bestreben, dem allerdings leider durch die sehr starke Heteronomie mitunter ein unüberwindlicher Widerstand entgegengesetzt wurde. Es sei noch hervorgehoben, daß wir infolge der lockeren Verbindung der einzelnen Muskelfasern häufig ein Bestreben nach Dezentralisation, also nach einer Teilung des Muskels vorfinden. Solche einzelnen Muskelteile sind dann wieder durch gleichartige Bezeichnung zusammengefaßt.

Präparationsmethode.

Wegen der großen Weichheit und Unübersichtlichkeit der Muskeln in frischem Zustande erwies sich eine vorherige Konservierung als unerläßlich. Sehr gute Ergebnisse erhält man durch ZENKERsche Lösung, der man mit Vorteil noch etwas Eisessig zusetzt. Um das Eindringen der Flüssigkeit zu erleichtern oder überhaupt zu ermöglichen, wurden die Krebse an mehreren Stellen, die bei der jeweiligen Präparation nicht in Frage kamen, aufgeschnitten. Will man einen Krebs möglichst vollständig haben, so schneidet man vom hinteren Rande des Carapax zwischen den Branchiocardialfurchen, jedoch nicht zu nahe an diesen, bis zur Nackenfurche einen schmalen Skeletstreifen heraus. Aus diesem Spalt kann man mit einer feinen Pinzette das Herz, die Geschlechtsorgane und Leber sehr leicht herausnehmen, ohne bei einiger Vorsicht irgendwelche Muskeln zu zerstören. Um schließlich noch die Abdominalmuskulatur der Konservierungsflüssigkeit zugänglich zu machen, führt man entweder einen genau medianen Schnitt ventral von dem zweiten bis fünften Abdominalsegment aus, oder man schneidet vorsichtig mit einer spitzen Schere rings um den After einen Kreis in das Chitin. Man kann dann den Darm, der meistens schon infolge der ersten Operation vom Magen losgerissen ist, am After mit einer Pinzette fassen und vollkommen herausziehen. Bei dieser Methode bleiben die einzelnen Segmente unverletzt, während die Flüssigkeit durch den entstandenen Kanal gut eindringen kann. Je nachdem man einen ganzen Krebs oder einzelne Teile konservieren will, läßt man ihn sechs bis vierzehn Stunden in der Konservierungsflüssigkeit, wässert darauf ebenso lange in fließendem Wasser und führt die Objekte allmählich in etwa 70% Alkohol über. Höherer Alkohol ist vor der Präparation nicht von Vorteil, da durch ihn die einzelnen Muskeln zu hart und brüchig werden. Aus ganz demselben Grunde ist eine Konservierung mit Formol abzuraten. In 70% Alkohol wurde auch die Präparation ausgeführt, makroskopisch oder mit Hilfe des ZEISSschen

Binoculars. Die Objekte wurden dabei entweder in Wachsschalen mittels Nadeln befestigt oder, wenn sie hierzu zu klein waren, nach der Methode von A. Bauer in Paraffin festgelegt. Nur in wenigen Fällen mußte ich mikroskopische Präparate zu Hilfe ziehen.

Die Muskulatur.

Die Muskulatur der Crustaceen können wir in zwei Kategorien einteilen, in eine segmentale, die nur auf ein Segment beschränkt ist, und eine intersegmentale, die ein oder mehrere Segmente miteinander verbindet. Die intersegmentale Kategorie setzt sich bei *Astacus* aus der gesamten Längsmuskulatur zusammen, die nur auf den Stamm beschränkt ist (*vsth*, *vstha*, *vsa*, *vp*, *dp*, *l* in Fig. 1). Die intersegmentale Kategorie besteht aus solchen Muskeln, die noch deutlich als Ringmuskeln zu erkennen sind (*attr. ep.* Fig. 1) und ferner aus der gesamten Extremitätenmuskulatur. Letztere soll indessen in einem besonderen Kapitel behandelt werden. Eine Muskelgruppe bedarf noch der Erwähnung, die Dorsoventralmuskeln. Sie können sowohl segmentaler wie intersegmentaler Natur sein. Bei *Astacus* sind sie auf die vordere Hälfte des Cephalothorax beschränkt (*dva*, Fig. 1), an der die einzelnen Segmente vollkommen verwachsen sind. Es war daher unmöglich, zu entscheiden, zu welcher Kategorie sie zu rechnen sind, und sie werden daher als selbständige Gruppe hier aufgeführt werden.

A. Die Stammesmuskulatur.

a. Die Längsmuskeln.

Die Längsmuskeln bilden die weit überwiegende Masse der gesamten Stammesmuskulatur. Intersegmental angeordnet bewegen sie die einzelnen Segmente gegen einander. Am besten und stärksten sind sie daher im Abdomen entwickelt, wo sich die einzelnen Segmente noch die beste Bewegungsfähigkeit erhalten haben. Betrachten wir Fig. 1, die einen Medianschnitt durch den Krebs darstellt, so finden wir das Abdomen fast vollständig mit Längsmuskeln ausgefüllt. Im Cephalothorax dagegen, dessen Chitinhülle sehr stark ist und dessen einzelne Segmente bis auf eines miteinander fest verschmolzen sind, tritt die Muskulatur zurück und erstreckt sich nach vorn bis zu dem zweiten Thoracalsegment, während die Längsmuskulatur in dem Kopfe nur durch ein dünnes sehniges Band dargestellt wird. Weiter unten werden wir sehen, daß auch diese im Thorax liegende Muskulatur zum weitaus größten Teile zur Bewegung des Abdomens herangezogen wird,

also nur in sehr geringem Grade der Bewegung der einzelnen Thoracalsegmente gegen einander dient. Ihrer Lage nach können wir die gesamte Längsmuskulatur in drei Gruppen teilen: Erstens die Ventralmuskeln (*vsth, vstha, vsa, vp*, Fig. 1), zweitens die Dorsalmuskeln (ds_1, *dp*, Fig. 1) und drittens die Lateralmuskeln (*l*, Fig. 1), die in Fig. 1 zum großen Teile verdeckt und in Fig. 7 dargestellt sind.

1. Die Ventralmuskeln.

Bei der ventralen Muskulatur können wir zwei Schichten unterscheiden. Eine sehr einfache, schwache, oberflächlich liegende Schicht und eine sehr kräftige nach innen gelegene Muskelmasse mit sehr kompliziertem Bau.

Musculi ventrales superficiales.

Diese durchweg schwache Muskulatur zeigt von allen Längsmuskeln die am besten ausgeprägte Segmentierung. Vom zweiten Thoracalsegment beginnend, zieht sie je ein Segment mit dem nächstfolgenden verbindend bis zu dem sechsten Abdominalsegment. Wir haben daher im ganzen zwölf Muskeln, von denen sechs im Thorax liegen ($v.s.th\,[_{2,3;\,3,4;\,4,5;\,5,6;\,6,7;\,7,8}]$, Fig. 1, 2, 7), einer den Thorax mit dem Abdomen verbindet ($v.s.th.a\ [\alpha+\beta]$, Fig. 1, 2, 7), und fünf dem Abdomen ausschließlich angehören ($v.s.a\,[_{1,2;\,2,3;\,3,4;\,4,5;\,5,6}]$, Fig. 1, 2, 7).

Musculi ventrales superficiales thoracis.

($v.s.th.\ (_{2,3;\,3,4;\,4,5,\,5,6;\,6,7;\,7,8})$ Fig. 1, 2, 7.)

Betrachten wir zunächst den Thorax, so sehen wir, daß hier die Muskeln an den Mesophragmen, den dorsomedialen Teilen des Endophragmalsystems (m_2, m_3 in Fig. 2) ihre Ansatzstellen finden. In den Segmenten, in denen die Mesophragmen medial zusammenstoßen (m_3, in Fig. 2), sind daher auch die Muskeln median gelagert, während sie dort, wo ein solcher medialer Zusammenschluß nicht mehr stattfindet (m_2, Fig. 2), entsprechend lateral verlagert sind. Stets entspringen sie caudal an den Mesophragmen eines Segments, um sich rostral an denen des nächstfolgenden Segmentes anzuheften. Die Lage der Muskeln ergibt sich demnach aus den Eigentümlichkeiten des Skelets. Da die Mesophragmen des zweiten Thoracalsegmentes (m_2, Fig. 2) medial offen, die des dritten (m_3, Fig. 2) dagegen geschlossen sind, zieht der sie verbindende Muskel von vorn lateral schräg nach hinten medial ($v.s.th_{2,3}$, Fig. 2). Ebenso wie die Mesophragmen des dritten stoßen auch die

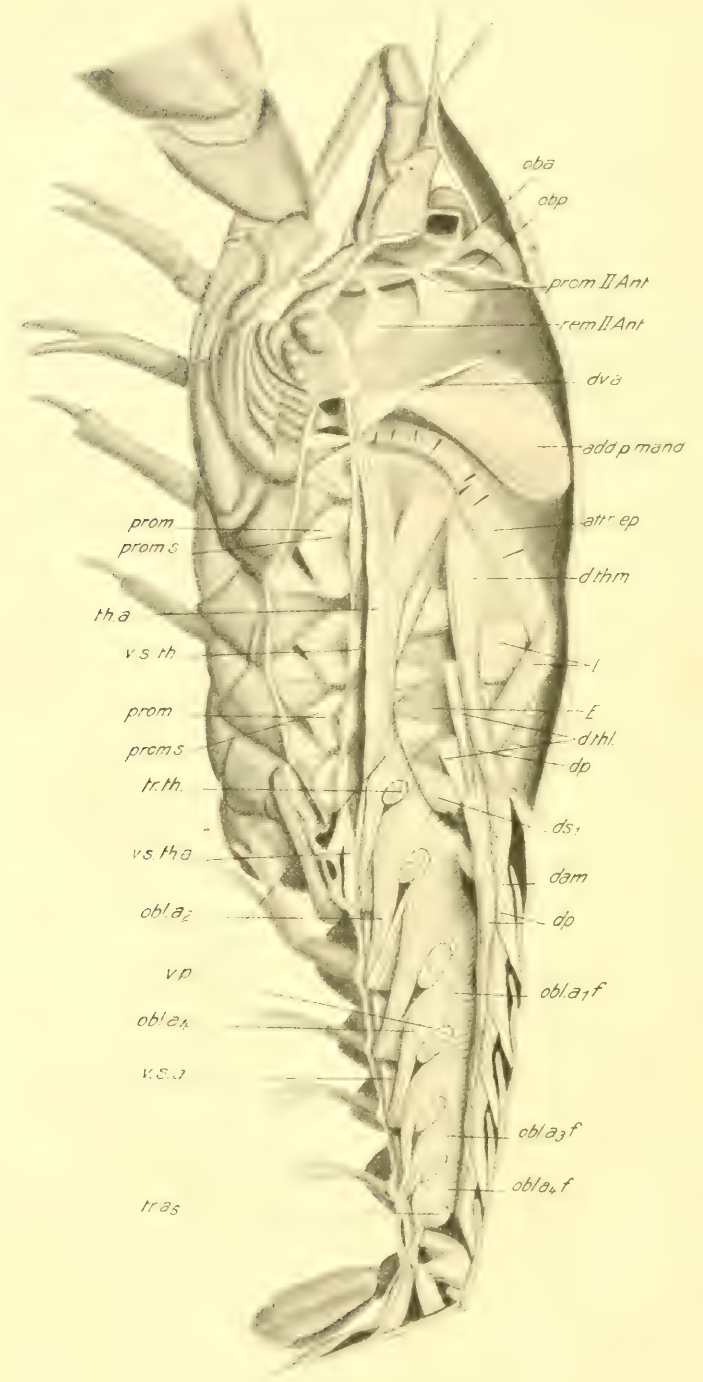


Fig. 1 (Erklärung nebenstehend).

des vierten, fünften und sechsten Segmentes medial zusammen. Die drei sie verbindenden Muskeln sind daher median gelagert (*v.s.th*$_{3,4;\,4,5;\,5,6}$, Fig. 2). Der fünfte Muskel (*v.s.th*$_{6,7}$, Fig. 2) hat wieder eine schräge Lagerung, von vorn medial nach hinten lateral, da die Mesophragmen des siebenten Segmentes medial offen stehen. Sind diese fünf Muskeln sehr schwach und in ihrer Stärke ziemlich gleich, so finden wir den letzten Thoracalmuskel erheblich kräftiger entwickelt (*v.s.th*$_{7,8}$, Fig. 2). Mit breiter Fläche entspringt er an den Meso- und Paraphragmen des vorletzten Thoracalsegmentes und zieht zur Sagittalebene etwa parallel nach dem dorsalen, schnabelähnlichen Fortsatze des rudimentären Endophragmas des letzten Segmentes. Seine Wirkung ist ohne weiteres klar. Er dient zur Bewegung des letzten Segmentes gegen die vorhergehenden, mit denen dieses nicht fest verschmolzen ist. Ganz anders verhält es sich mit den Muskeln der vorhergehenden Segmente, deren Skelet in starker Verschmelzung eine feste, unbewegliche Masse darstellt. Man wird diese Muskeln daher nur als Rudimente aufzufassen haben. Hierfür spricht, daß sie ziemlich viel sehnige Substanz enthalten. Es wäre indessen auch möglich, daß sie bei dem Häutungsprozesse von irgend welcher Bedeutung wären.

Musculus ventralis superficialis thoraco-abdominalis.

(*v.s.th.a* (α und β) Fig. 1, 2, 7.)

Dieser Muskel zieht von dem Thorax nach dem Abdomen und zerfällt in zwei Teile, die beide an dem ebenerwähnten schnabelartigen Fortsatze des letzten Thoracalsegmentes entspringen. Der vordere Ast (*v.s.th.a.α*, Fig. 2) inseriert medioventral an der Gelenkhaut kurz hinter dem letzten Thoracalsegment, während der andre (*v.s.th.a.β*, Fig. 2), der bedeutend kräftiger und länger ist, medioventral an dem caudalen Rande des ersten Abdominalsegmentes sich anheftet. Beide bewirken eine Beugung des ersten Gliedes und somit des Abdomens selbst gegen den Thorax.

Musculi ventrales superficiales abdominis.

(*v.s.a.*$_{(1,2;\,2,3;\,3,4;\,4,5;\,5,6)}$ Fig. 1, 2, 7.)

(Milne Edwards: La couche superficielle des muscles fléchisseurs.)

In der Nähe des Segmentes an der ventralen Gelenkhaut entsprin-

Fig. 1. Medianschnitt. *oba*, M. oculi basalis anterior; *obp*, M. oculi basalis posterior; *promIIAnt.*, M. promotor II. Antennae; *remIIAnt*, M. remotor II. Antennae; *add.p.mand.*, M. adductor posterior mandibulae; *prom*, M. promotor der Schreitfüße; *proms*, Sehne des Promotors der Schreitfüße; *E*, Epimeralplatte. Weitere Erklärungen siehe unten Seite 249.

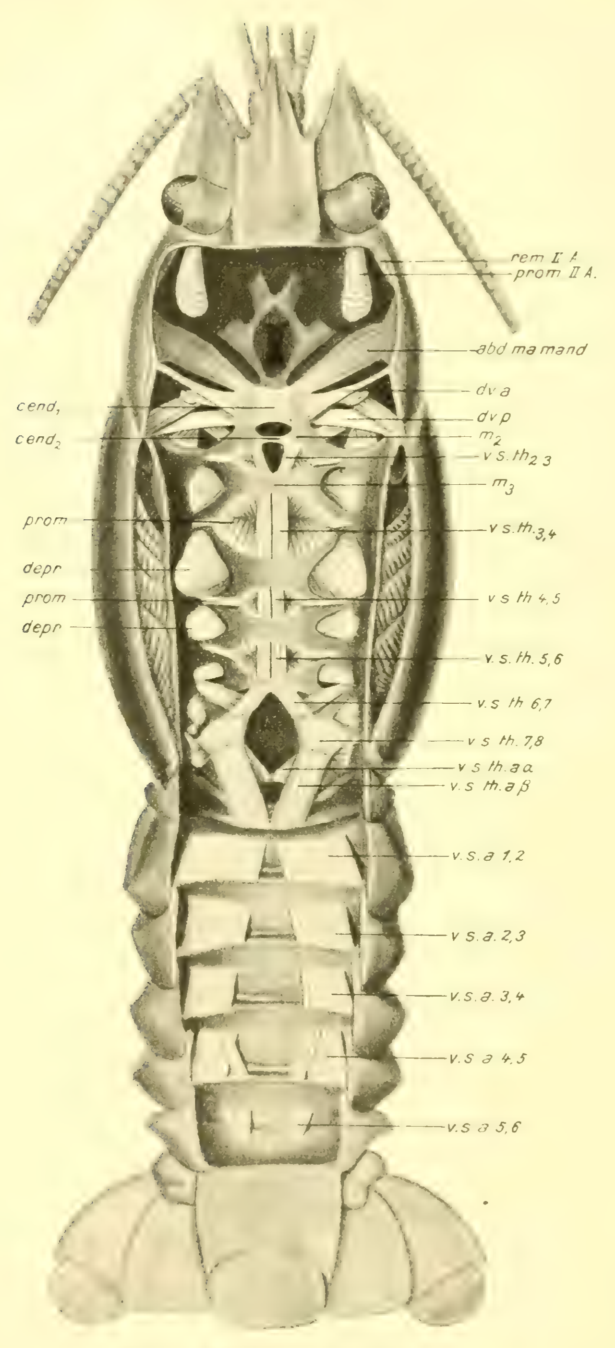


Fig. 2 (Erklärung nebenstehend).

gend heften sie sich an dem ventralen Caudalrande des nächstfolgenden Segmentes an. Die Richtung der Fasern verläuft schräg von vorn medial nach hinten lateral, nur bei den Muskeln, die an dem Caudalrande des fünften ($vsa_{4,5}$, Fig. 2) und des sechsten Segmentes ($vsa_{5,6}$, Fig. 2) angreifen, treten häufig einige entgegengerichtete Fasern auf. Die Muskeln bilden nur eine dünne Schicht, die höchstens lateral sich verstärken kann. Stets bleibt medial ein Zwischenraum frei, der bei dem Muskel ($_{1,2}$) am kleinsten ist, bei ($_{3,4}$) etwa die größte Breite erreicht hat, um dann schließlich wieder etwas abzunehmen. Der erste Muskel, der von dem ersten nach dem zweiten Abdominalsegment zieht, ist der kräftigste, während die nächsten keinen wesentlichen Unterschied in ihrer Stärke untereinander aufweisen mit Ausnahme des letzten. Dieser ist bedeutend schwächer und inseriert nicht an dem ventralen Caudalrande, sondern etwa in der Mitte der Ventralseite des sechsten Abdominalsegmentes. Alle diese ventralen Superficialmuskeln bewirken eine Beugung der Abdominalsegmente. Dem Telson fehlen sie vollständig.

(Ohne näher auf ihre Beschreibung einzugehen, hat sie MILNE EDWARDS als »la couche superficielle des muscles fléchisseurs« bezeichnet. Eine Thoracalmuskulatur hat er nicht erwähnt. Wie ich mich selbst überzeugen konnte, haben die entsprechenden Muskeln bei *Homarus* eine genau entsprechende Lage mit dem einen Unterschied, daß der von dem vorletzten nach dem letzten Thoracalsegment verlaufende Muskel nicht besonders verstärkt ist. Seine Erklärung findet dieses abweichende Verhalten darin, daß das letzte Thoracalsegment hier fest mit den vorhergehenden verschmolzen ist.)

Musculus ventralis capitis.

(*v.c.* Fig. 14.)

Er entspringt als dünnes sehniges Band an dem vorderen lateralen Fortsatze des Kopfapodems, überspannt die Mandibel senkrecht zu ihrer Achse gerichtet und inseriert in wenige kurze Muskelfasern auslaufend an dem lateralen hinteren Ende des Epistoms. Er dient wohl nur zur Festigung des hier stark beanspruchten Skeletteiles und ist der einzige im Kopfe verlaufende Längsmuskel.

Fig. 2. Krebs dorsal geöffnet. Sämtliche Stammesmuskulatur entfernt bis auf die Dorsoventralmuskeln und die oberflächliche Lage der ventralen Längsmuskeln. m_2, m_3, Mesophragmen des zweiten und dritten Thoracalsegmentes; *prom*, M. promotor der Schreitfüße; *depr*, M. depressor der Schreitfüße; *prom(rem)IIAnt*, Promotor (Remotor) der II. Antenne; *abd.ma.mand*, M. abductor maior mandibulae. Weitere Erklärungen siehe unten Seite 249.

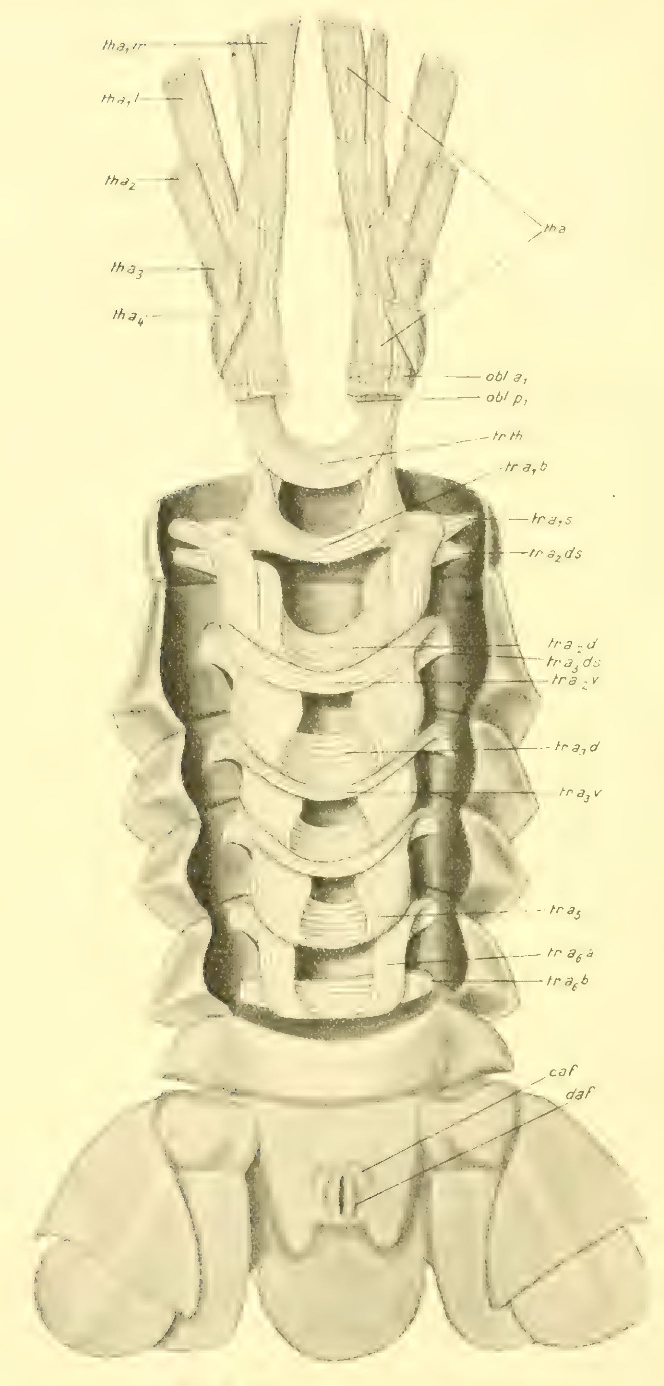


Fig. 3 (Erklärung nebenstehend).

Musculi ventrales profundi.

(M. Milne Edwards: La couche profonde des muscles fléchisseurs de l'abdomen.)
(*v.p.* Fig. 1.)

Im Gegensatz zu der vorigen Muskelgruppe, die aus einzelnen, von einander abgesetzten Muskeln besteht, haben wir hier eine fest zusammenhängende, von dem zweiten Thoracalsegment bis zum Telson sich erstreckende Muskelmasse, deren Einheitlichkeit uns am besten bei dorsaler Ansicht (Fig. 4) vor Augen tritt.

Musculi transversi.

(M. Milne Edwards: Le muscle transversal.)

Betrachten wir die gesamte Muskulatur von der Ventralseite (Fig. 5), so fallen dorsal von den Längsmuskeln mehrere Transversalmuskeln auf, die wir zunächst betrachten wollen, da sie gewissermaßen das Gerüst für die Längsmuskeln bilden.

Musculus transversus thoracis.

(*tr.th.* Fig. 1, 3, 4, 5.)

Im letzten Thoracalsegment gelegen stellt er sich als eine einfache Schleife dar (*tr.th.*, Fig. 3), die von dem dorso-lateralen Teile der in den vorhergehenden Thoracalsegmenten gelegenen Muskulatur gebildet wird. In Fig. 1 ist er wie alle andern Transversalmuskeln quergetroffen (bei *Homarus vulgaris* fehlt dieses Querband).

Musculi transversi abdominis.

(*tr.a* $(_{1,2,3,4,5,6})$ Fig. 1, 3, 4, 5.)

Der erste Transversalmuskel des Abdomens ist bedeutend stärker ausgebildet als das Thoracalquerband, es kommt jedoch nur ein geringer Teil von ihm als Gerüst in Betracht ($tr.a_1b$, Fig. 3), und dieser allein ist in Fig. 3 wiedergegeben. Er erhält zum Teil seinen Ursprung von der Thoracalmuskulatur, mit der er dorsal sehnig verknüpft ist ($tr.a_1f$, Fig. 4), zum Teil heftet er sich dorsolateral im ersten Abdominalsegment an ($tr.a_1s$, Fig. 3, 4). Wir können demnach diesen als segmentalen Ast von dem intersegmentalen unterscheiden. Beide sind median fest miteinander verschmolzen. Ventral von ihnen verläuft der zweite größere Teil ($tr.a_1a$, Fig. 5) des ersten Abdominalquerbandes, der ventrolateral

Fig. 3. Ventralansicht des die Stütze der tieferen Ventralmuskelschicht bildenden Muskelsystems. *caf*, als Falte äußerlich sichtbare Insertionsstelle des M. compressor ani; *daf*, als Falte äußerlich sichtbare Insertionsstelle des M. dilatator ani. Weitere Erklärungen siehe unten Seite 249.

endigt (*tr.a*$_1$*a.f.* Fig. 5) und einige noch zu beschreibende Muskeln entspringen läßt, die sehnig mit ihm verknüpft sind.

Die folgenden Transversalmuskeln stehen hinsichtlich ihrer Stärke nur wenig hinter dem ersten zurück und lassen im wesentlichen den Bau des dorsalen Teiles dieses Muskels (*tr.a*$_1$*b*, Fig. 3) erkennen. Auch hier haben wir einen segmentalen Abschnitt (*tr.a*$_2$*r*. *tr.a*$_3$*r*. Fig. 3, 5), der sich dorsolateral in demselben Segmente mittels ganz kurzer Sehne anheftet (*tr.a*$_2$*rs*. *tr.a*$_3$*rs*. Fig. 4). Median von ihm getrennt liegt dorsal der bedeutend stärkere intersegmentale Abschnitt, der beiderseits unter Bildung je einer Schraubenwindung (*tr.a*$_2$*d*, *tr.a*$_3$*d*, Fig. 3, 5) dorsolateral im vorhergehenden Segmente mittels kurzer Sehne anheftet (*tr.a*$_2$*ds*, *tr.a*$_3$*ds*, Fig. 3, 4). Sein Faserverlauf ist demnach derart, daß er median in einem Segmente und lateral in dem vorhergehenden Segmente transversal gerichtet ist, während ein längsgerichteter Abschnitt zwischen diesen Teilen die Verbindung herstellt. Stets findet dorsolateral eine innige Verschmelzung des segmentalen Muskelastes eines Segmentes mit dem intersegmentalen des nächstfolgenden statt, die in dorsaler Ansicht als eine feste Muskelmasse erscheint (*tr.a*$_{2+3}$, *tr.a*$_{3+4}$, Fig. 4).

Die beiden letzten Transversalmuskeln weichen dadurch von den vorhergehenden ab, daß sie des segmentalen Teiles entbehren (*tr.a*$_5$, *tr.a*$_6$(*a* u. *b*), Fig. 3, 4, 5). Während das fünfte Querband in seinem Bau genau dem des intersegmentalen Teiles der vorhergehenden Muskeln entspricht (*tr.a*$_5$, Fig. 3, 5), zeigt der letzte Transversalmuskel eine wesentliche Abänderung. Ein Ast (*tr.a*$_6$*a*, Fig. 3) zeigt genau den Verlauf des vorhergehenden Querbandes, dem er nur an Stärke etwas nachsteht. Er heftet sich dorsolateral im fünften Segmente mit zwei kurzen Sehnen an (*tr.a*$_6$*s*, Fig. 4) und verschmilzt medioventral mit dem andern Teile (*tr.a*$_6$*b*, Fig. 3), der ventrolateral an dem Caudalrande des fünften Segmentes inseriert. Das sechste Querband kommt infolgedessen auf der Grenze zwischen dem fünften und sechsten Segmente zu liegen (*tr.a*$_6$, Fig. 1), obwohl es nur zum sechsten Segmente gehört. Im Telson ist kein Transversalmuskel ausgebildet.

(M. Milne Edwards erwähnt beim Hummer nur fünf abdominale Transversalmuskeln. Auch ich konnte nur fünf mit voller Sicherheit nachweisen. Diese Verhältnisse bedürfen jedoch wohl noch der Nachprüfung, da mir zur Untersuchung nur zwei Exemplare zur Verfügung standen. Auf seine Beschreibung der Transversalmuskeln werden wir weiter unten noch zu sprechen kommen.)

Musculi thoracales anteriores.

(*th.a* Fig. 1, 3, 4, 5.)

Das System der Transversalmuskeln erhält im Thorax seinen Halt durch die vorderen Thoracalmuskeln, die sich von dem zweiten bis zum sechsten Thoracalsegmente erstrecken. Sie liegen dorsal auf dem Endophragmalsystem unmittelbar über den Musculi ventrales superficiales thoracis. Während sie am zweiten Thoracalsegment fast medial zusammenstoßen (Fig. 4), lassen sie in den nächsten Segmenten einen etwas größeren Zwischenraum frei, der in dem fünften Segmente seine größte Breite erreicht und die Mesophragmen (m_5, Fig. 4) unbedeckt läßt. In dem folgenden Segmente findet wieder eine geringe Annäherung statt.

In jedem Segmente sehnig verknüpft entspringen sie am Caudalrande des zweiten Segmentes in zwei Teilen. Der mediane Teil ($th.a_1m$, Fig. 3, 4, 5), der sich häufig noch in zwei Äste teilt, setzt an den Paraphragmen, Mesophragmen und den letztere verbindenden dünnen sehnigen Bändern an ($c.end._2$, Fig. 2, 4). Der laterale Teil ($th.a_1l$, Fig. 3, 4, 5) entspringt an dem Caudalrande des Epimerits desselben Segmentes und trifft mit dem medianen Teile erst in dem vierten Segmente zusammen. Während er in seiner Form ziemlich beständig ist, ist der erste Abschnitt des medianen Teiles, der von dem zweiten bis zu dem dritten Segmente reicht, einer großen Variation unterworfen. Er zeigt meistens die Tendenz nach Teilung und läßt oft drei bis vier einzelne Äste erkennen. Gelegentlich konnte ich sogar beobachten, daß er oder einige Abzweigungen von ihm überhaupt nicht mehr mit den nächstfolgenden Muskelsegmenten in Zusammenhang standen, sondern getrennt von diesen von dem zweiten nach dem dritten Thoracalsegmente verliefen, ähnlich wie die Musculi ventrales superficiales. Dieses Verhalten berechtigt uns, die Ausbildung dieser sehnigen Verknüpfungen, die im übrigen eine sehr veränderliche Lage einnehmen können, auf ehemalige segmentale Anordnung dieser Muskeln zurückzuführen.

(Bei *Homarus vulgaris* finden wir etwas ganz Ähnliches. Das erste Muskelsegment verläuft ungeteilt, die erste sehnige Verknüpfung ist stärker ausgebildet. Bei einem von den zwei zur Verfügung stehenden Tieren war diese Sehne sehr verbreitert und heftete sich ganz wie bei *Astacus* im dritten Segmente an.)

An dem Epimerit des dritten Segmentes entspringt ebenfalls ein Muskel ($th.a_2$, Fig. 3, 4, 5), der die laterale Muskulatur des ersten Schreitfußes überbrückend sich im fünften Segmente mit den vorhergehenden

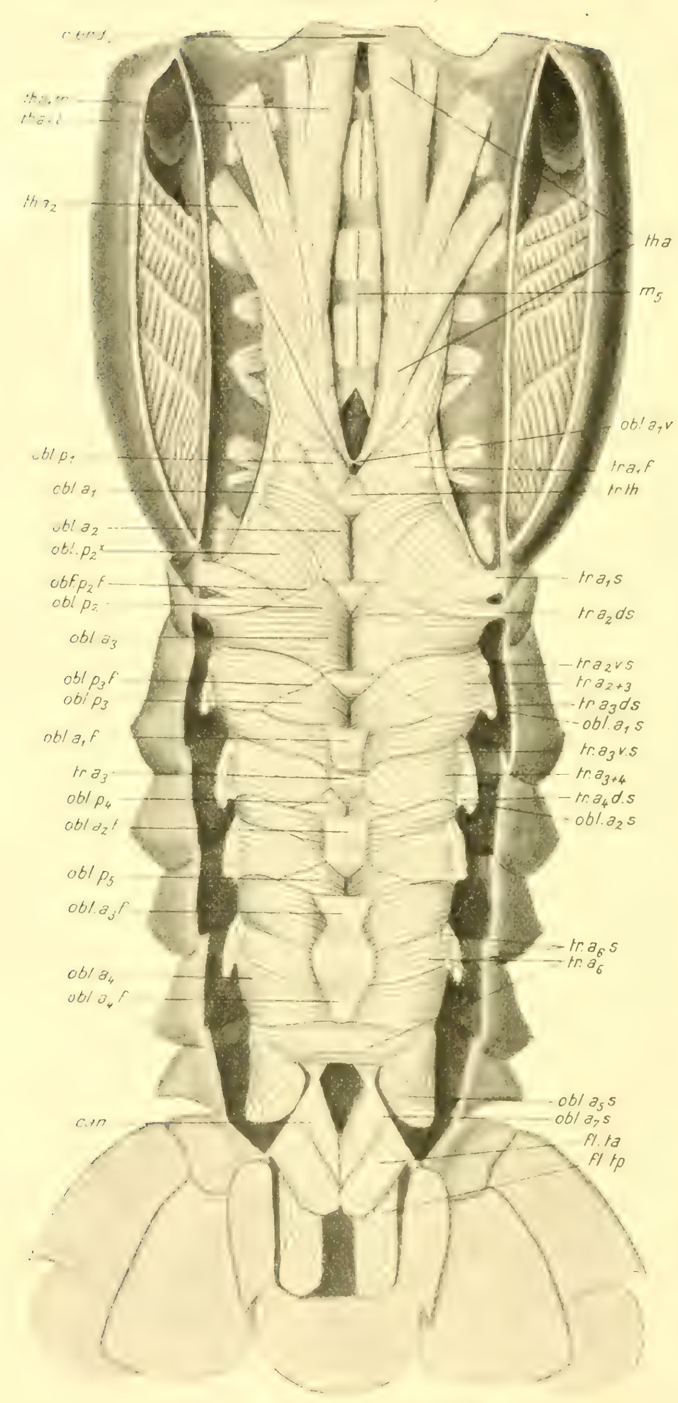


Fig. 4 (Erklärung nebenstehend).

Muskeln vereinigt. Von den Paraphragmen des vierten und fünften Segmentes entspringt schließlich caudal noch je ein Muskel (*th.a*$_3$, *th.a*$_4$, Fig. 3, 5), die beide erst im sechsten und siebenten Segmente mit den vorhergehenden zusammenstoßen.

Wie wir gesehen haben, setzt sich der dorsolaterale Teil dieser Muskeln in den Musculus transversus thoracis fort, während aus den andern Teilen im Abdomen verlaufende Schrägmuskeln entspringen.

Musculi obliqui anteriores.

(M. Milne Edwards: Muscle oblique.)

Musculus obliquus anterior 1.

(*obl.a*$_1$ Fig. 3, 4, 5.)

Verfolgen wir den ventralen Teil der vorderen Thoracalmusculatur über das sechste Segment hinaus (Fig. 4, 5), so finden wir, daß die mediane Annäherung im nächsten Segmente bis zu einer Verbindung mittels eines dünnen, sehnigen Bandes fortgeschritten ist (*obl.a*$_1$*c*, Fig. 4, 5), an der Stelle, an der der Muskel eine sehnige Verknüpfung zeigt. Er wendet sich darauf wieder lateral und heftet sich ventrolateral am Rostral- und Caudalrande (*obl.a*$_1$*r* u. *obl.a.*$_1$*c*, Fig. 5) des ersten Abdominalsegmentes mittels einer flachen Sehne an. Von hier setzt er sich weiter in das nächste Segment fort und zieht in ihm lateral von der Ventral- nach der Dorsalseite. Er gibt dabei einige Muskelfasern ab, die dorsolateral dicht bei den Ansatzstellen des dritten abdominalen Querbandes (*tra*$_3$*ds*, Fig. 4) inserieren (*obl.a*$_1$*s*, Fig. 4) und umschlingt dessen längsverlaufenden Teil, um schließlich dorsomedian in einer mäßig breiten Fascie zu enden (*obl.a*$_1$*f*, Fig. 1, 4).

Musculus obliquus anterior 2.

(*obl.a*$_2$ Fig. 1, 4, 5.)

Er entspringt rostrolateral an dem ventralen Teil des ersten abdominalen Transversalmuskels (*obl.a*$_2$*U*, siehe Fig. 5), umschlingt dorsolateral sich wendend die längsverlaufenden Fasern des dorsalen Teiles dieses Querbandes (*tr.a*$_1$*b*, Fig. 3), um sich darauf wieder median (*obl.a*$_2$, Fig. 4) von der dorsalen nach der ventralen Seite zu begeben (*obl.a*$_2$, Fig. 5). Hier heftet er sich ventrolateral an dem Caudalrande des zweiten Abdominalsegmentes mit flacher Sehne an (*obl.a*$_2$, Fig. 1, *obl.a*$_2$*c*, Fig. 5), um dann ganz dem ersten vorderen Schrägmuskel entsprechend dorsolateral in dem dritten Segmente einige Fasern ab-

Fig. 4. Tiefere Lage der ventralen Längsmuskulatur dorsal gesehen. m_5, Mesophragmen des fünften Thoracalsegmentes. Weitere Erklärungen siehe unten Seite 249.

zugeben (*obl.a$_2$s*, Fig. 1) und daselbst median in einer Fascie zu enden (*obl.a$_2$f*, Fig. 4). Diese ist so lang, daß sie den Transversalmuskel des vierten Segmentes überdeckt.

Musculus obliquus anterior 3.

(*obl.a$_3$* Fig. 4, 5.)

Derselbe entspringt ventrolateral an dem Rostralrande des ersten Abdominalsegmentes (*obl.a$_3$U.* siehe Fig. 5) und steht hier mit der Sehne des Musculus obliquus anterior 1 (*obl.a$_1$r*, Fig. 5) und mit dem ventrolateralen Teile des ersten Abdominalquerbandes (*tr.a$_1$a*, Fig. 5) in Verbindung. Laterodorsal sich wendend umschlingt er den längsverlaufenden Teil des zweiten Transversalmuskels des Abdomens (*tr.a$_2$d*, Fig. 5), zieht dorsomedial (*obl.a$_3$*, Fig. 4), um sich von hier wieder ventral zu begeben (*obl.a$_3$*, Fig. 5). Sein fernerer Verlauf entspricht vollkommen demjenigen der beiden ersten vorderen Schrägmuskeln. Er heftet sich ventrolateral am Caudalrande des vierten Segmentes an, gibt dorsolateral einen kleinen Ast ab und endigt dorsomedian in demselben Segmente in einer langen Fascie (*obl.a$_3$f*, Fig. 1, 4).

Musculus obliquus anterior 4.

(*obl.a$_4$* Fig. 1, 4, 5.)

Auch er ist nur in seinem Ursprung von den vorhergehenden verschieden. Er stellt gewissermaßen die Fortsetzung des ersten vorderen Schrägmuskels dar, indem er dorsomedian an der von diesem gebildeten breiten Fascie (*obl.a$_1$f*, Fig. 1, 4) im dritten Segmente entspringt. Von hier zieht er ventral (*obl.a$_4$*, Fig. 1, 5) und endet nach genau entsprechendem Verlaufe dorsomedial vor dem letzten Transversalmuskel in einer Fascie (*obl.a$_4$f*, Fig. 1, 4), die mit der des vorhergehenden vorderen Schrägmuskels (*obl.a$_3$f*, Fig. 1, 4) in Verbindung steht und so den vorletzten Transversalmuskel dorsal überdeckt (*obl.a$_3$f*, *obl.a$_4$f*, Fig. 1).

Musculus obliquus anterior 5 u. 6.

(*obl.a* $(_{5,\,6})$ Fig. 5.)

Während diese Muskeln dem vierten vorderen Schrägmuskel in ihrem Ursprung entsprechen und die Fortsetzung des zweiten und dritten vorderen Schrägmuskels darstellen, sind sie in ihrem ferneren Verlaufe etwas verschieden. Der Musculus obliquus anterior 5 (*obl.a$_5$*, Fig. 5) entspringt dorsomedian an der Fascie des zweiten vorderen Schrägmuskels (*obl.a$_2$f*, Fig. 4) und setzt sich ventrolateral an dem Caudalrande des fünften Segmentes an (*obl.a$_5$c*, Fig. 5). Er wendet sich

hierauf laterodorsal, um sich im sechsten Segmente mit breiter Fläche dorsolateral anzuheften, ohne dorsomedian einen Zusammenschluß zu erreichen (*obl.a*$_5$*s*, Fig. 1, 5). Der sechste vordere Schrägmuskel (*obl.a*$_6$, Fig. 5) unterscheidet sich von ihm dadurch, daß er zwar ganz entsprechend dem vorhergehenden an der medianen Fascie des dritten vorderen Schrägmuskels (*obl.a*$_3$*f*, Fig. 1, 4) dorsal entspringt, daß er sich aber ebenfalls am Caudalrande des fünften Segmentes anheftet (*obl.a*$_5$*c*, Fig. 5) und sich hier mit dem fünften vorderen Schrägmuskel vereinigt.

Musculus obliquus anterior 7.

(*obl.a*$_7$ Fig. 5.)

Er stellt eine Fortsetzung des vierten und also auch des ersten vorderen Schrägmuskels dar, indem er ganz den drei vorhergehenden vorderen Schrägmuskeln entsprechend dorsomedian an der Fascie des vierten vorderen Schrägmuskels entspringt (*obl.a*$_4$*f*, Fig. 1, 4). Ventral in der Mitte des sechsten Segmentes geht er in eine dünne Sehne über, (*obl.a*$_7$*s*, Fig. 4, 5, 26), die sich im Innern des Protopodits der sechsten Abdominalextremität ventromedian anheftet (*obl.a*$_7$*i*, Fig. 26). An dieser Sehne entspringen vier weitere Muskeln, die weiter unten noch besprochen werden sollen.

Musculi obliqui posteriores.

(M. Milne Edwards: Le muscle droit.)

Außer den großen vorderen Schrägmuskeln treten in mehreren Segmenten noch hinter diesen gelegene, schwächere Muskeln auf, die M. Milne Edwards als »muscles droits« bezeichnet. Da diese indessen mindestens ebenso schräg verlaufen, sollen sie hier als Musculi obliqui posteriores aufgeführt werden.

Musculus obliquus posterior 1.

(*obl.p*$_1$ Fig. 3, 4, 5.)

Er leitet sich zum geringen Teile von der dorsomedialen vorderen Thoracalmuskulatur ab (*obl.p*$_1$, Fig. 3), der weit größere Teil aber entspringt rostromedial an dem ventralen Abschnitt des ersten Abdominalquerbandes (*obl.p*$_1$*u*, Fig. 5). Von hier wendet er sich dorsomedian (*obl.p*$_1$, Fig. 4), vereinigt sich mit dem von vorn kommenden Teile und zieht nach Umschlingung des thoracalen Transversalmuskels ventral, medial von dem Musculus obliquus anterior 1 gelegen und zum kleinen Teil ventral von ihm bedeckt. Mit ihm heftet er sich ventral an dem

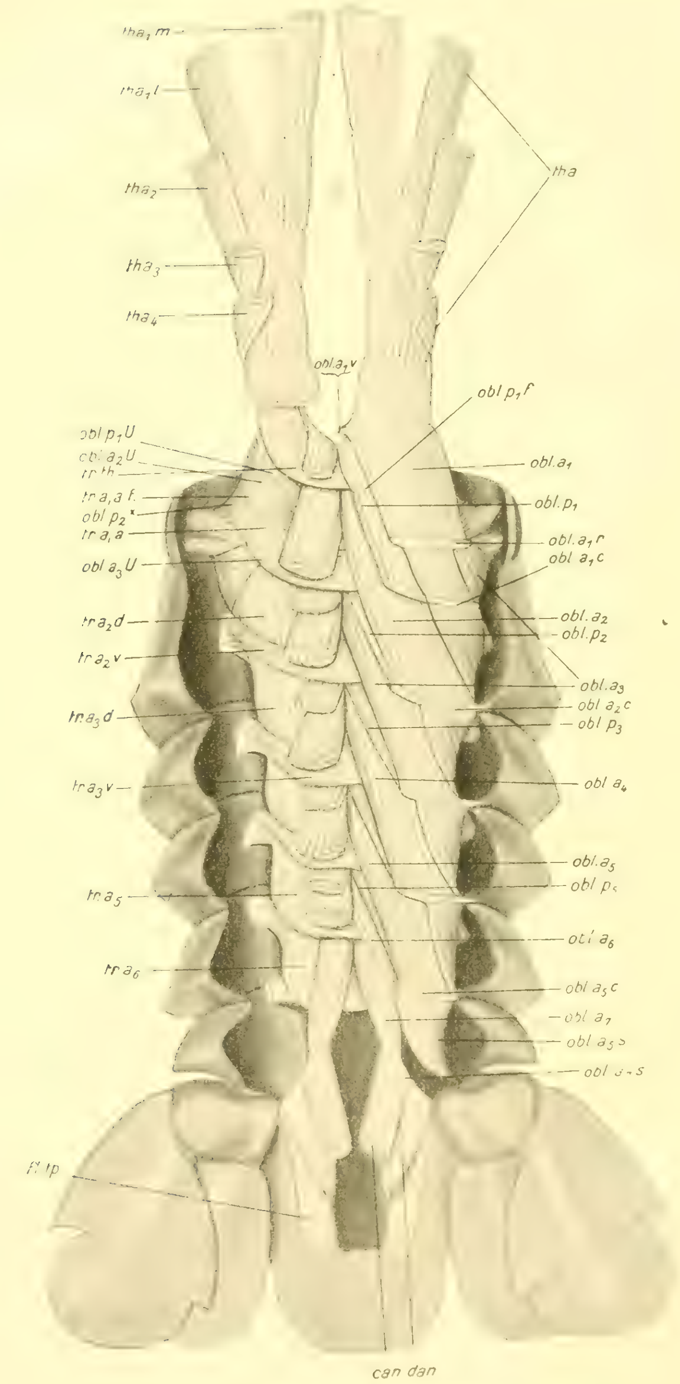


Fig. 5 (Erklärung nebenstehend).

caudalen Rande des ersten Abdominalsegmentes an (*obl.a₁c*, Fig. 5). Kurz hinter dem thoracalen Querband zeigt er eine durch sehnige Verknüpfung hervorgerufene Einschnürung (*obl.p₁l*, Fig. 5), durch die er gelegentlich median mit seinem Gegenüber in Verbindung treten kann, ähnlich wie es bei dem Musculus obliquus anterior 1 regelmäßig im siebenten Thoracalsegmente der Fall ist (*obl.a₁v*, Fig. 5).

Musculus obliquus posterior 2.

($obl.p_2$ Fig. 4, 5.)

Auch er steht mit dem ventralen Teile des ersten abdominalen Querbandes, wenn auch nicht unmittelbar, in Verbindung. An dessen lateralem Ende ($tr.a_1, al$, Fig. 5) entspringt caudal ein breiter Muskel ($obl.p_2^{\times}$, Fig. 4, 5), der sich lateral nach der Dorsalseite wendet und hier dicht über dem medianen Abschnitte des ersten abdominalen Transversalmuskels in einer von vorn median nach hinten lateral ziehenden flachen Sehne endigt ($obl.p_2l$, Fig. 4). Mit ihr und zum Teil mit dem dorsolateralen, verschmolzenen Teile des ersten und zweiten Abdominalquerbandes verknüpft ist der eigentliche Musculus obliquus posterior 2 ($obl.p_2$, Fig. 4). Median unmittelbar hinter dem ersten abdominalen Transversalmuskel wendet er sich ventral ($obl.p_2$, Fig. 5) und inseriert hier an dem Caudalrande des zweiten Abdominalsegmentes, zusammen mit dem zweiten vorderen Schrägmuskel ($obl.a_2c$, Fig. 5).

Musculus obliquus posterior 3, 4, 5.

($obl.p_{3, 4, 5}$ Fig. 4, 5.)

Sie entspringen mittels einer schrägen, von vorn median nach hinten lateral verlaufenden Sehne ($obl.p_3l$, Fig. 4) an dem dorsomedialen Teile der aus der Verschmelzung des segmentalen Abschnittes des Transversalmuskels eines Segmentes mit dem intersegmentalen Teile des nächstfolgenden Querbandes hervorgegangenen Muskelmasse ($tr.a_{2+3}$, $tr.a_{3+4}$, Fig. 4). Median unmittelbar hinter dem Transversalmuskel wendet er sich ventral und heftet sich hier an dem Caudalrande des nächsten Segmentes an, zusammen mit dem entsprechenden vorderen Schrägmuskel ($obl.p_3$, Fig. 5).

Für die beiden letzten vorderen Schrägmuskeln sind keine entsprechenden hinteren Schrägmuskeln vorhanden.

Fig. 5. Tiefere Lage der ventralen Längsmuskeln, ventral gesehen. (Auf der linken Seite sind die Musculi obliqui bis auf den letzten entfernt.) Erklärungen siehe unten Seite 249.

[M. Milne Edwards erwähnt außer dem muscle oblique und muscle droit, die hier als Musculus obliquus anterior und posterior bezeichnet sind, noch einen in der Längsrichtung verlaufenden muscle central. Der muscle transversal soll diesen Muskel umschlingen, um darauf zum muscle oblique und droit zu werden, nachdem er vorher lateral noch einige Muskelbündel abgegeben hat. Auch bei *Astacus* können wir für den ersten abdominalen Transversalmuskel etwas Ähnliches feststellen, indem ein Teil von ihm dem zweiten Schrägmuskelpaar seinen Ursprung gibt und dabei einen in der Längsrichtung verlaufenden Muskel (muscle central) umschlingt. Dieser ist aber kein selbständiger Muskel, sondern hier wie in den andern Segmenten der längsgerichtete Teil des Transversalmuskels. Auch bei *Homarus* kann man ihn mit Sicherheit als solchen feststellen, und die Muskelbündel, die das Querband bei der Umschlingung lateral abgeben soll, sind der dorsolaterale Teil des Transversalmuskels. Wie wir gesehen haben, stehen mit den folgenden Transversalmuskeln nur noch die Musculi obliqui posteriores in Verbindung, während sich die Musculi obliqui anteriores nicht von ihnen herleiten. Bei *Homarus* scheint auch in dieser Beziehung weitgehende Übereinstimmung zu herrschen. Es wäre aber über den Rahmen dieser Arbeit hinausgegangen, diese Verhältnisse eingehender zu untersuchen. Wie schon gesagt, fehlt das thoracale Querband bei *Homarus* und dementsprechend auch der erste hintere Schrägmuskel (m. obliquus posterior 1).]

Alle diese tieferen Ventralmuskeln (*v.p*, Fig.1; *tha*, *tr.th*, *tr.a*, *obl.a*, *obl.p*, Fig. 5) bewirken ebenso wie die ventralen Superficialmuskeln (*v.sth*, *vstha*, *vsa*, Fig. 1, 2, 7) eine Beugung des Abdomens in der Sagittalebene. Eine andre Bewegungsrichtung wird durch den festen Bau der Angelgelenke unmöglich gemacht. Da wir das Transversalmuskelsystem als Gerüst für die Schrägmuskeln kennen gelernt haben, ist es ohne weiteres klar, daß bei Kontraktion dieser Querbänder auch die ventralen Ansatzstellen der Schrägmuskeln dem vorhergehenden Segmente genähert werden, so daß eine Beugung des Abdomens erfolgt. Die größte Wirkung dürften aber wohl die Schrägmuskeln selbst, besonders die großen vorderen erreichen. Da die letzten vier vorderen Schrägmuskeln die Fortsetzung der ersten drei darstellen, demnach eine über mehrere Segmente sich erstreckende Muskelmasse, verfügen sie über eine erhebliche Kontraktionsfähigkeit. Hierdurch wird die äußerst starke Beugungsfähigkeit erklärt, die wohl durch eine ausschließlich segmentale Anordnung wie etwa bei den Superficialmuskeln kaum denkbar wäre.

Musculus flexor telsonis anterior.

(*fl.ta* Fig. 4, 25, 26.)

Er entspringt laterodistal an der langen Sehne des letzten Schrägmuskels (*obl.a*$_7$*s*, Fig. 4, 26) und inseriert mit breiter Fläche dorsomedian in der Nähe des proximalen Randes des Telsons. Er bewirkt eine Ventralbewegung, also Beugung dieses Körperabschnittes.

Musculus flexor telsonis posterior.

(*fl.tp* Fig. 4, 5, 25, 26.)

In seiner Funktion dem vorhergehenden Muskel gleich entspringt er auch ventral von ihm an derselben Stelle. Er inseriert dorsolateral an dem distalen Teile des Telsons ohne Sehnenbildung und reicht bis zu dessen hinterem beweglichen Abschnitte, den er indessen nicht in Bewegung setzt.

Musculus compressor ani.

(*c. an* Fig. 4, 5, 26.)

Er entspringt an dem medialen proximalen Teil der langen Sehne des letzten Schrägmuskels (*obl.a*$_7$*s*, Fig. 4, 5, 26) und inseriert medioventral ohne Sehnenbildung an dem vorderen Ende der Afterspalte. Seine Insertionsstelle ist schon äußerlich durch eine Falte gekennzeichnet (*ca.f*, Fig. 3). Durch seine Kontraktion wird die Afterspalte geschlossen.

Musculus dilatator ani.

(*d. an* Fig. 5, 26.)

Er entspringt an derselben Sehne distal und zieht ebenfalls medioventral, wo er sich zu beiden Seiten des Afters an einer ebenfalls äußerlich sichtbaren Längsfalte anheftet (*da.f*, Fig. 3). Durch seine Kontraktion wird der After geöffnet.

Es war mir leider nicht möglich, die Muskulatur des Telsons mit der der vorhergehenden Segmente zu homologisieren. Entsprechend seiner Bedeutung als Ruderorgan ist das Telson dahin abgeändert, daß seine Beugungsfähigkeit gegen das sechste Abdominalsegment nicht so stark ist wie die der vorhergehenden Segmente gegeneinander. Würde doch dadurch seine wirkungsfähige Fläche verkleinert. Auf die Bedeutung, die die Muskulatur für die Auffassung des Telsons als Segment oder als ein Abschnitt des sechsten Segmentes hat, wollen wir unten bei Besprechung der sechsten Abdominalextremitäten noch zurückkommen.

2. Die Dorsalmuskeln.

Ebenso wie bei den Ventralmuskeln können wir auch hier eine einfach gebaute oberflächliche und eine komplizierter gebaute tiefergelegene Schicht unterscheiden. Der vollkommenen Verschmelzung der Dorsaldecken der Thoracalsegmente entspricht es, daß die segmentale Anordnung der im Thorax liegenden Muskulatur nur angedeutet ist. Die gesamten Muskeln dienen lediglich zur Bewegung des Abdomens und sind als solche die Antagonisten der Ventralmuskeln. Doch sind sie bedeutend schwächer ausgebildet als diese.

Musculi dorsales superficiales.

(M. Milne Edwards: La couche superficielle des muscles extenseurs.)

($ds_{(1-7)}$ Fig. 1, 6, 7.)

Sie inserieren sämtlich an dem Vorderrande der einzelnen Segmente. Der erste Muskel (ds_1, Fig. 1, 6) entspringt lateral etwa in der Mitte des distalen Abschnittes der Epimeralplatte (*E*, Fig. 1, 6, 7) und inseriert an dem ganzen dorsalen Vorderrande des ersten Segmentes, median einen mäßig breiten Zwischenraum freilassend. In der Regel zerfällt er in einen kleineren lateralen und einen größeren medialen Teil, eine Aufspaltung, die wir bei den nächsten fünf Muskeln stets vorfinden (ds_2, ds_3, Fig. 6, 7). Der mediale Teil entspringt dorsolateral kurz hinter dem Vorderrande eines Segmentes, um sich der Medianen genähert an dem dorsalen Vorderrande des nächstfolgenden Segmentes anzuheften. Er zieht demnach von lateral vorn nach hinten median und läßt median einen Zwischenraum frei. Der laterale Teil dieses Muskels entspringt dorsolateral in der Mitte eines Segmentes und heftet sich an dem Vorderrande des folgenden Segmentes an, lateral von dem medialen Teile gelegen, den er infolge seines schräger gestellten Faserverlaufes zum geringen Teile dorsal überdeckt. Im Telson ist dieser Muskel ungeteilt (ds_7, Fig. 6, 7). Er entspringt in der Mitte des sechsten Segmentes dorsolateral, der Medianen jedoch etwas mehr genähert als die eben beschriebenen Muskeln, und zieht median nach hinten, wo er vollkommen medial an dem dorsalen Vorderrande des Telsons inseriert. Alle diese Muskeln sind schwächer als die ventralen Superficialmuskeln und bewirken eine Streckung des Abdomens.

(Bei *Homarus* sind die dorsalen Superficialmuskeln ebenfalls gut ausgebildet und zerfallen in einen lateralen Teil, der den medianen dorsal etwas überdeckt. Der mediane Teil liegt hier vollkommen median und seine Fasern verlaufen gerade in der Längsrichtung. Der laterale Teil

hat schräg gerichtete Fasern, die denen des medialen Teiles an Länge gleichkommen.)

Musculi dorsales profundi.

(M. Milne Edwards: La couche profonde des muscles fléchisseurs.)

Ebenso wie die entsprechenden Ventralmuskeln sind sie aus thoracalen wie abdominalen Bestandteilen zusammengesetzt. Eine Segmentierung ist indessen nicht mehr in ähnlicher Weise wie dort nachzuweisen, eine Folge der vollkommenen Verschmelzung der dorsalen Abschnitte der Thoracalsegmente. Im Abdomen herrscht natürlich eine gut durchgeführte Gliederung, die aber nicht verhindert, daß die ganze Muskulatur sich als ein zusammenhängendes, von den vorderen Thoracalsegmenten bis zu dem sechsten Abdominalsegment ziehendes Band darstellt.

Musculi dorsales profundi thoraco-abdominales.

(*d.th.* (m u. *l*) Fig. 1, 6.)

Sie entspringen lateral im Thorax an der Epimeralplatte (*E*, Fig. 1, 6). Wir können einen größeren medialen (*dthm*, Fig. 1, 6) und zwei kleinere laterale Teile (*d.thl* Fig. 1, 6) unterscheiden. Der mediale Ast entspringt abgeplattet mit breiter Fläche kurz hinter dem dorsorostralen Rande etwa in der Mitte der Epimeralplatte und inseriert rostral an dem dorsomedialen Rande des ersten Abdominalsegmentes mittels einer flachen Sehne, medial einen Zwischenraum freilassend. Die beiden kürzeren lateralen Teile (*d.thl*, Fig. 1, 6) entspringen ebenfalls lateral etwa in der Mitte der Epimeralplatte in dem vierten und fünften Segment. Lateral von dem medialen Aste gelegen inserieren auch sie dorsal an dem Rostralrande des ersten Abdominalsegmentes mittels einer Sehne.

Musculi dorsales profundi abdominis.

(*dam* Fig. 1, *dam*, *dal* Fig. 6.)

Auch im Abdomen gliedern sich die Muskeln in einen medialen und einen lateralen Teil. Der mediale Teil (*dam*, Fig. 1, 6) fällt dadurch auf, daß er einen gedrehten Faserverlauf aufweist, und zwar laufen die Fasern bei ventraler Ansicht (Fig. 6) von lateral vorn nach medial hinten. Mit der Sehne an dem dorsalen Rostralrande des ersten Abdominalsegmentes verknüpft gibt er in jedem folgenden Segmente einige Fasern ab (*d.a.m*, Fig. 1), die sich vollkommen median an der caudalen Hälfte des dorsalen Segmentabschnitts anheften. In jedem Segmente

erhält er nach Abgabe dieses Astes einen Zuwachs von dem lateralen Teile, so daß er erst in den beiden letzten Segmenten merklich an Größe abnimmt (Fig. 6). Er füllt genau den Zwischenraum aus, den die Super-

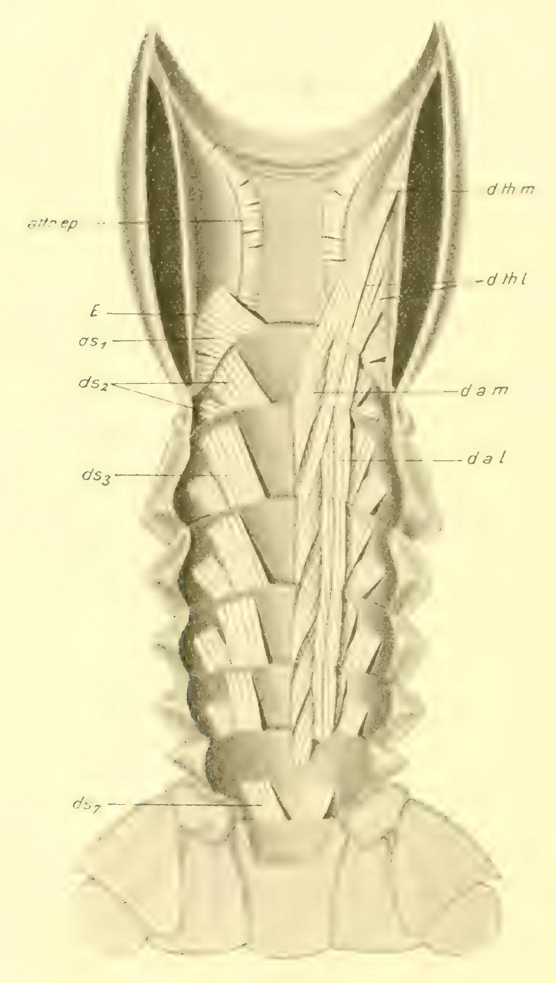


Fig. 6.

Die dorsale Längsmuskulatur ventral gesehen. (Auf der linken Seite ist die tiefere Muskelschicht entfernt.) *E*, Epimeralplatte. Weitere Erklärungen siehe unten Seite 249.

ficialmuskeln (*ds*$_2$, *ds*$_3$, Fig. 6) median freigelassen haben, und endigt im sechsten Segmente, an dessen vorderer Hälfte sich anheftend. Der laterale Teil (*dal*, Fig. 6) liegt dicht an dem medialen Teile und hat geraden Faserverlauf. Er zieht von Segment zu Segment und zeigt

eine segmental angeordnete sehnige Verknüpfung, mit der er sich dorsal an dem Rostralrande eines jeden Segmentes anheftet. Nach jeder Insertion gibt er einige Fasern ab, die zur Verstärkung des medianen Teiles dienen. Auch er findet sein Ende in dem sechsten Segmente, an dessen Vorderrande er inseriert. Im Telson fehlt die tiefere Muskellage.

Es erhebt sich hier die Frage nach der Bedeutung der gedrehten Faserrichtung des medianen Teiles. Infolge der starken Beugungsfähigkeit des Abdomens durch die Ventralmuskeln werden die Dorsalmuskeln dementsprechend in die Länge gezogen, und zwar medial am stärksten. Wir sehen daher gerade medial die spiralige Faserrichtung auftreten, die erlaubt, durch eine geringe Drehung des Muskels um seine Längsachse eine große Ausdehnung zu ermöglichen, ohne ihn dabei zu überspannen und dadurch in seiner Wirkung zu beeinträchtigen.

(Bei *Homarus* weichen diese Verhältnisse dahin ab, daß auch der mediane Teil, der ebenfalls spiraligen Faserverlauf aufweist, segmental angeordnete, sehnige Verknüpfungen aufweist und ebenso wie der laterale Teil an dem Rostralrande der einzelnen Segmente inseriert. Nur dadurch ist auch eine vollkommen mediane Lagerung der dorsalen Superficialmuskeln ermöglicht.)

3. Die Lateralmuskeln.

Sie haben ebenfalls eine dorsale Lage, sind aber noch schwächer als die andern Längsmuskeln entwickelt. Sie bestehen ebenfalls aus thoracalen wie abdominalen Bestandteilen.

Musculus contractor epimeralis.

(*cep.* Fig. 7.)

Derselbe besteht aus einer flachen Schicht, die sich im dorsalen Teile der Epimeralplatte anheftet und von dem vierten nach dem fünften Thoracalsegmente zieht. Demnach ist er der einzige, im Thorax selbst scharf abgesetzte, dorsale Längsmuskel. Durch seine Kontraktion bewirkt er eine Zusammenziehung des dorsalen Teiles der weichen, ungegliederten Epimeralplatte. Welche Bedeutung damit verbunden ist, ist schwer zu sagen. Immerhin wäre es möglich, daß er bei der Häutung von irgendwelcher Wichtigkeit wäre. Bei sämtlichen Tieren, die ich auf ihn untersuchte, war er gut und gleichmäßig entwickelt (und dasselbe Verhalten zeigte auch *Homarus*).

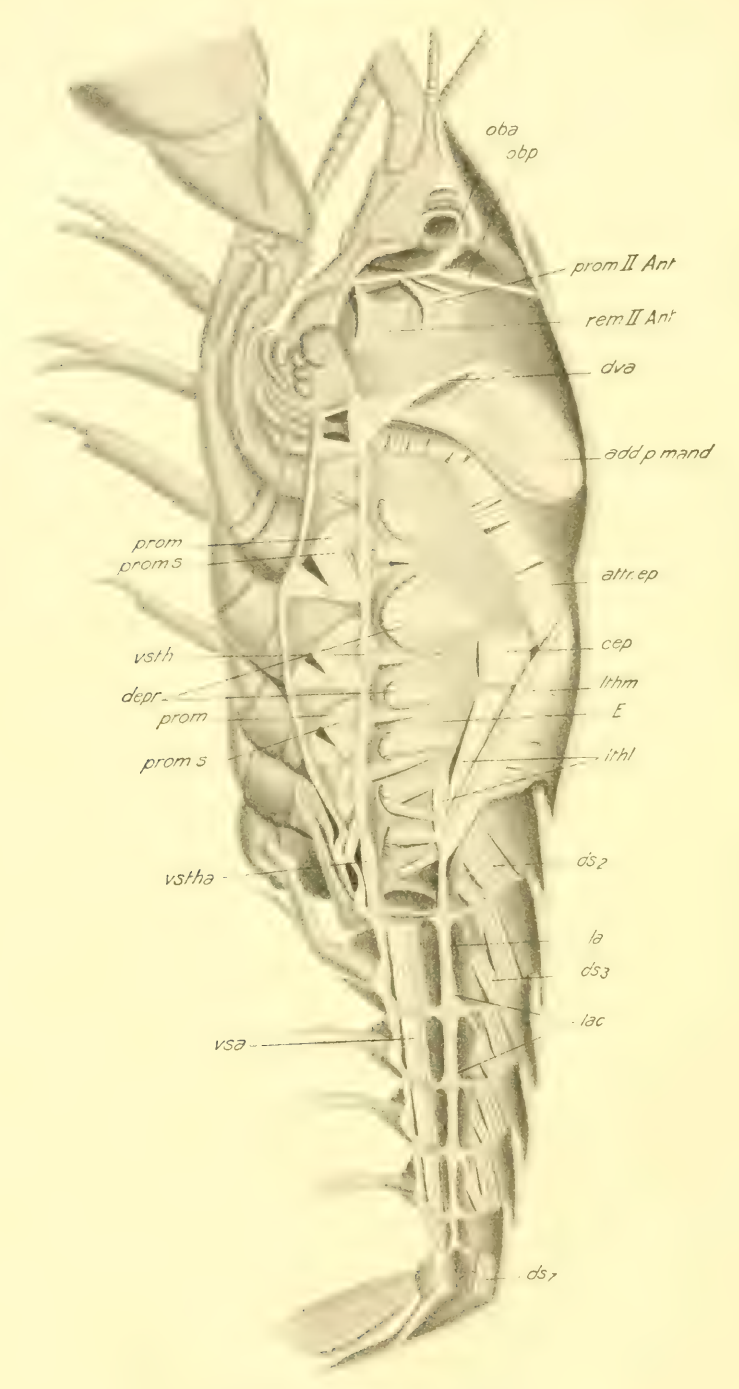


Fig. 7 (Erklärung nebenstehend).

Musculi laterales thoraco-abdominales.

(*lth.* (*m* u. *l*) Fig. 7.)

Sie verbinden lateral das Abdomen mit dem Thorax und lassen einen stärkeren medialen und einen schwächeren lateralen Teil erkennen. Der mediale Ast (*lth m.* Fig. 7) entspringt dorsal am Carapax etwas hinter der Nackenfurche, dicht an der Branchiocardialfurche, median von ihr gelegen. Er ist somit der einzige Längsmuskel, der im Thorax nicht am Endopragmalsystem, sondern am Außenskelet inseriert. Lateral an dem caudalen Ende der Epimeralplatte an der Stelle, wo sie mit dem ersten Abdominalsegmente in Verbindung steht, findet er seine Insertionsstelle. Außen wird diese Stelle von dem Hinterrande des Carapax überdeckt. (Bei *Homarus* sitzt dieser Muskel dicht hinter der Nackenfurche an, hat im übrigen dieselbe Lage und ist ziemlich kräftig entwickelt.) Der laterale Teil dieser Muskulatur (*lth l.* Fig. 7) ist abgeplattet, entspringt an der Epimeralplatte und läßt einen stärkeren und zwei ganz schwache Äste erkennen. Der kräftigere Teil entspringt im fünften Segmente an dem dorsalen Abschnitte der Epimeralplatte, kurz hinter dem Musculus contractor epimeralis (*eep.* Fig. 7). Die beiden schwächeren Äste entspringen lateral in der Mitte der Epimeralplatte in den beiden letzten Thoracalsegmenten. Mit dem stärkeren Aste vereinigen sie sich an der Insertionsstelle des medialen Teiles und heften sich ebenfalls hier an. Durch beiderseitige Kontraktion dieser Muskeln wird das erste Segment des Abdomens und somit dieses selbst an den Thorax herangezogen, während es durch einseitige Kontraktion gegen die Längsachse des Thorax schräg gestellt werden kann.

Musculi laterales abdominis.

(*la* Fig. 7.)

Sie sind bis auf ein von Segment zu Segment ziehendes sehniges Band reduziert und weisen nur gelegentlich noch kontraktile Substanz auf. An den einzelnen Gelenkpunkten der Segmente inserierend gehen sie durch Aussendung kurzer Äste eine innige Verbindung mit der Hypodermis ein. Häufig treten im zweiten und dritten Segmente am

Fig. 7. Medianschnitt. (Die tieferen Schichten der dorsalen und ventralen Längsmuskeln, ebenso der erste dorsale Superficialmuskel, sind entfernt, um die laterale Muskulatur zu zeigen. Der Klarheit halber sind die Muskeln der Abdominalextremitäten nicht eingezeichnet.) *oba*(*obp*), M. oculi basalis anterior (posterior); *prom*(*rem*)*IIAnt*, M. promotor (remotor) II. Antennae; *add p mand*, Adductor posterior mandibulae; *prom*, M. promotor der Schreitfüße; *prom s*, Sehne des Promotors der Schreitfüße; *E*, Epimeralplatte; *depr.*, M. depressor der Schreitfüße. Weitere Erklärungen siehe unten Seite 249.

caudalen Teile des Bandes kurze, schwach ausgebildete Muskelfasern auf (*lac*. Fig. 7). Im sechsten Segmente reicht das Band kaum bis zur Mitte, wo es sich lateral in der Hypodermis verliert, während im Telson keine laterale Muskulatur ausgebildet ist. Der Zweck dieses sehnigen Bandes ist nicht ohne weiteres zu ersehen. Ganz abgesehen von seiner sehnigen Natur vermöchte es keinerlei Richtungsänderung der Abdominalsegmente hervorzurufen, da es unmittelbar an den Gelenkpunkten angreift, die infolge ihrer Festigkeit keine seitliche Bewegung zulassen. Es trägt daher wohl in erster Linie zur Festigung der einzelnen Gelenke bei. Immerhin könnte man vielleicht an irgend welche Bedeutung bei dem Häutungsprozesse denken, indem dabei der weiche Körper durch dieses Band aus der abdominalen Hülle herausgezogen würde.

(Bei *Homarus vulgaris* ist dieses Band noch nicht so stark reduziert. Auch hier findet die Insertion in den Gelenkpunkten statt. An den caudalen Enden der einzelnen segmentierten Abschnitte finden sich in den ersten drei Segmenten, an derselben Stelle, an der sie bei *Astacus* nur gelegentlich im zweiten und dritten Segment auftreten, gut ausgeprägte kurze Muskeln, während die andern Segmente der Muskeln entbehren. Der vordere Teil der einzelnen Bandsegmente ist ebenfalls sehniger Natur, verbreitert sich aber bedeutend und stellt einen Abschluß der Stammesmuskeln gegen die Extremitätenmuskeln her. Auch hier finden wir eine Verschmelzung mit der Hypodermis. In dem sechsten Segmente ist kaum noch eine Spur des Bandes nachzuweisen, im Telson fehlt es vollständig.)

Ich habe diese Muskulatur ebenfalls als dorsale Muskulatur bezeichnet. Da die Gelenkpunkte des Abdomens dorsal gelegen sind, ist diese Bezeichnung für das Abdomen zweifellos richtig. Der mediane Teil der thoracalen Lateralmuskeln liegt ebenfalls dorsal, denn er zieht von einem dorsalen Thoracalteil, dem Carapax, nach einem dorsalen Teile des ersten Abdominalsegmentes. Da dieser letzte Punkt zugleich der Epimeralplatte angehört und die andern lateralen Teile der lateralen Thoracalmuskeln doch nur als Äste des medialen Teiles aufzufassen sind, so glaube ich nicht irre zu gehen, wenn ich auch sie der dorsalen Muskulatur zurechne. Demgemäß wäre auch der dorsale Teil der Epimeralplatte als wirklich dorsal aufzufassen im Gegensatz zu der Ansicht, daß das ganze Endophragmalsystem eine ventrale Lage habe. Dafür spricht auch noch, daß die Musculi dorsales, die doch zweifellos dorsale Muskeln sind, ebenfalls an der Epimeralplatte entspringen.

b. Die Ringmuskeln.

Die segmentale Muskulatur steht an Bedeutung und Stärke hinter den intersegmentalen Längsmuskeln weit zurück. Sie setzt sich nur aus schmalen, kurzen Fasern zusammen und ist auf zwei Körperregionen des Thorax beschränkt.

Musculus compressor endophragmalis 1.

($c.end._1$ Fig. 2, 14, 16.)

Er verbindet die Mesophragmen des Kopfapodems, des vorderen Endes des Endophragmalsystems. In der Hauptsache sehniger Natur, übernimmt er wohl weniger die Funktion der Kontraktion als die einer festen Verbindung und eines guten Abschlusses des unter ihm liegenden Unterschlundganglions gegen den auf ihm lastenden Magen.

Musculus compressor endophragmalis 2.

($c.end._2$ Fig. 2, 4, 17.)

Er verbindet die verschmolzenen Mesophragmen des ersten und zweiten Thoracalsegmentes (m_2, Fig. 2) und besteht aus zwei dünnen sehnigen Bändern, die keine Kontraktionsfähigkeit besitzen. Wie wir gesehen haben, dienen sie dem medialen Teile der Musculi ventrales profundi zum Teil als Ansatzstelle (vgl. S. 177).

Musculus attractor epimeralis.

(*attr.ep.* Fig. 1, 6, 7, 21.)

Dieses Muskelband dient zur Verbindung des Endoskeletes mit dem Exoskelet. Es setzt sich einerseits an dem dorsalen Rande der Epimeralplatte, andererseits an dem Carapax, und zwar an der Branchiocardialfurche und dem lateralen Teile der Nackenfurche an. Es reicht von dem Hinterende des Carapax bis nach vorn, wo es in der Höhe des Kopfapodems an der Nackenfurche sein Ende erreicht. (Es ist auf Fig. 1 und 7 vollkommen zu sehen und wird nur zum Teil von dem medianen Aste der lateralen Muskulatur verdeckt.) Der Muskel stellt daher ein über die gesamten Thoracalsegmente sich erstreckendes Band dar, dessen Fasern senkrecht zur Bandrichtung verlaufen und nicht immer dicht aneinanderliegen. Im Gegensatz zu der Ansicht Suckows steht er nicht mit dem Abdomen in Verbindung.

(Auch bei *Homarus* ist dieser Muskel gut ausgebildet und verläuft ebenso.)

c. Die Dorsoventralmuskeln.

Diese Gruppe ist nur sehr spärlich durch zwei Muskeln vertreten, die mehr zur Befestigung als zur Kontraktion dienen.

Musculus dorsoventralis anterior.

(*dv. a* Fig. 1, 2, 7.)

Er entspringt lateral von der Dorsalseite des Kopfapodems mit breiter Fläche, geht aber bald in eine dünne lange Sehne über, die sich neben der Ansatzstelle des großen Mandibelmuskels (*m.*adductor posterior mandibulae [add. p. mand. Fig. 1, 7]) an dessen vorderen lateralen Ende anheftet. Er vermag den vorderen Abschnitt des Carapax dem Kopfapodem etwas zu nähern, dient aber wohl in der Hauptsache zur Befestigung. Von SUCKOW wurde er als Mandibelschließmuskel aufgefaßt.

(Bei *Homarus* ist dieser Muskel ziemlich kräftig entwickelt.)

Musculus dorsoventralis posterior.

(SUCKOW: Schläfenmuskel.)

(*dv. p* Fig. 2, 14, 16.)

Er entspringt als breites sehniges Band ebenfalls lateral an dem Kopfapodem, ventral von dem vorderen Dorsoventralmuskel und zieht in horizontaler Richtung, fast senkrecht zur Sagittalebene, nach dem Carapax, an dem er sich dicht hinter der Nackenfurche mit kurzen Muskelfasern anheftet. (Bei *Homarus* ist er verhältnismäßig schwach entwickelt.)

SUCKOW erwähnt bei der Beschreibung der abdominalen Muskulatur nur je eine dorsale und ventrale Längsmuskelschicht. Sowohl der gedrehte Faserverlauf des medianen Teiles der abdominalen Dorsalmuskeln wie das Vorhandensein der Transversalmuskeln bei der ventralen Längsmuskulatur waren ihm bekannt, ohne indessen eine nähere Beschreibung zu finden.

B. Die Extremitätenmuskulatur.

Bevor wir auf die Muskulatur selbst eingehen, wollen wir die Gliederung der Extremitäten einer allgemeineren Betrachtung unterziehen. Die Crustaceenextremitäten können wir mit Ausnahme der ersten Antenne auf den Spaltfuß zurückführen. Wir unterscheiden an ihm einen meist zweigliedrigen Stamm, den Protopodit (Fig. 8), an dem die bei-

den Äste, der Endopodit und der Exopodit, und häufig auch noch ein drittes Gebilde, der Epipodit, sitzen. Haben wir einen zweigliedrigen Protopodit, so bezeichnet man das proximale Glied als Coxopodit, das distale Glied als Basipodit, an dem Exopodit und Endopodit entspringen (Fig. 8). Zugunsten des letzteren tritt in der Regel der Exopodit zurück und fehlt gänzlich bei der Mandibel, bei den Maxillen, den Schreitfüßen und der ersten Abdominalextremität. Der Endopodit erreicht seine höchste Bewegungsfähigkeit und dementsprechend zweckmäßigste Gliederung in den letzten Schreitfüßen. Zur Veranschaulichung dieser wie der vorhergehenden Verhältnisse habe ich versucht, ein Schema aufzustellen, eine Kombination aus dem ersten Kieferfuß und einem der beiden letzten Schreitfüße (Fig. 8). Der Exopodit besteht nur aus einem Grundgliede, an das sich eine aus mehreren Ringen bestehende Geißel ansetzt. Bei der zweiten Antenne besteht der Exopodit nur aus der ungegliederten Schuppe. Der Endopodit ist in seiner einfachen Form ebenso gebaut wie der Exopodit. Bei den Abdominalextremitäten besteht er ebenfalls nur aus einem Grundgliede und einer beweglichen Geißel. Bei der höchsten Gliederung des Endopodits (Fig. 8) können wir fünf Glieder unterscheiden, von denen das proximale, dem Basipodit ansitzende Glied, als Ischiopodit, das nächste als Meropodit, das dritte als Carpopodit, das vierte als Propodit und das letzte schließlich als Dactylopodit bezeichnet wird. Bei den Mundextremitäten tritt der Endopodit zu Gunsten des Protopodits zurück, bei den beiden Maxillen besteht er nur noch in einer ungegliederten Platte, ebenso wie beim ersten Kieferfuß, wo ihm der Exopodit an Größe überlegen ist. Auch bei dem letzten Extremitätenpaare, den Uropoden, überragt der Exopodit gegenüber dem Endopodit.

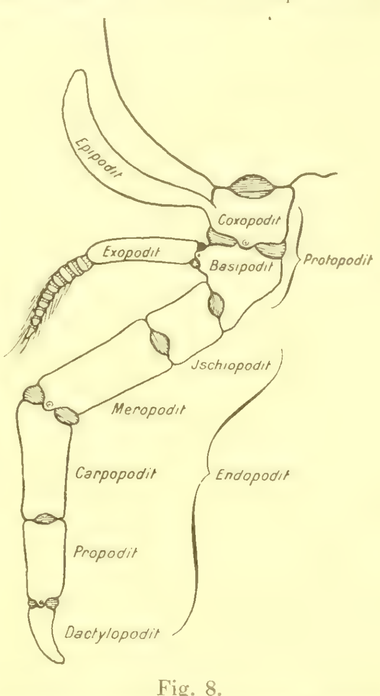


Fig. 8.
Schema einer Thoracalextremität von *Astacus*.

Der Epipodit tritt nur bei der zweiten Maxille und den Thoracalextremitäten mit Ausnahme des letzten Schreitfußes auf. Er entspringt

an dem Coxopodit (Fig. 8) und trägt meistens Kiemen. Nur bei der zweiten Maxille und dem ersten Kieferfuß stellt er einen lappenförmigen Anhang dar und nur hier ist er mit einer eigenen Muskulatur versehen.

Der Coxopodit sämtlicher Extremitäten ist um eine in der Frontalebene liegende, meist auf der Sagittalebene senkrecht stehende oder etwas dagegen geneigte Achse drehbar. Die Muskeln, die diese Bewegung ausführen, seien als Promotoren und Remotoren bezeichnet.

Der Basipodit ist stets so eingelenkt, daß er sich in einer zur Bewegungsebene des Coxopodits senkrecht stehenden Ebene bewegen kann (Fig. 8). Die Gelenke des Coxopodits und des Basipodits ergänzen sich demnach zu einem Kugelgelenk und bewirken die Rotationsfähigkeit des Basipodits.

Ganz dem entsprechend ist auch die Muskulatur, die zur Bewegung der Coxopodits und Basipodits dient, derart ausgebildet, daß der Basipodit rotieren kann. Im Cephalothorax wird diese Bewegung durch vier Muskeln ausgelöst. Zwei Muskeln dienen zur Bewegung des Coxopodits, also je ein Promotor und Remotor, während die beiden anderen senkrecht dazu den Basipodit bewegen und als Levator und Depressor bezeichnet werden sollen. Ganz anders liegen die Verhältnisse im Abdomen. Hier haben wir nicht wie im Cephalothorax die festen zweiangligen Gelenke, die nur eine Bewegung in einer Ebene zulassen, vielmehr stellt sich das Gelenk als ein mehr oder weniger breiter, dünner Chitinring dar. Der Coxopodit ist ein nach der Rostralseite offener Halbring, an dem nur ein Muskel, ein Remotor, inseriert (*rem*, Fig. 23). Ihm entgegen wirken zwei den Basipodit angreifende, in einem Winkel von etwa 60 Grad zueinander stehende Muskeln, die zugleich durch ihre geneigte Stellung den Basipodit rotieren lassen können. Hierauf werde ich noch bei der Einzelbeschreibung zurückkommen. Auch dort, wo Coxopodit und Basipodit verschmolzen sind, ist die Rotierfähigkeit gewahrt.

Wir sahen uns hier veranlaßt, dem Coxopodit und dem Basipodit, beide als Protopodit zusammengefaßt, eine besondere Stellung unter den Gliedern der Extremitäten einzuräumen. Ganz entsprechend werden wir diese Unterscheidung auch bei ihren Muskeln vornehmen können. Die Muskulatur einer jeden Extremität zerfällt in eine Gruppe, die die Extremität mit dem Körper verbindet, und eine zweite Gruppe, die in den Extremitäten selbst liegend deren einzelne Glieder gegeneinander bewegt. Die Muskeln, die zur Bewegung des Protopodits dienen, entspringen im Körper und stellen die erste Gruppe dar gegenüber allen andern Muskeln in den Extremitäten selbst. Wir wollen

demgemäß auch für die Muskeln des Protopodits besondere Bezeichnungen anwenden. Promotor und Remotor soll daher stets nur für den Coxopodit verwandt werden, während Levator und Depressor auf den Basipodit im Cephalothorax hinweisen. Im Abdomen dient zur Bewegung des Basipodits ein Rotator dorsalis und Rotator ventralis.

Die Hervorhebung dieser Muskelgruppe hat für uns noch einen Vorteil. Er weist uns sofort auf die Einheitlichkeit in dem Grundplane der Extremitäten hin und läßt die Homologie der Muskeln mehr in den Vordergrund treten. Demgegenüber ist die Ausbildung des Exopodits und des Endopodits in den einzelnen Extremitäten so verschieden, daß uns eine ähnliche Homologiesierung nur sehr schwer gelingen und oft sogar unmöglich gemacht wird. Bei den Gliedern des Endopodits und des Exopodits sehen wir häufig Bewegungsrichtungen auftreten, die denjenigen des Coxopodits und des Basipodits parallel oder ähnlich verlaufen. Für die in ihrer Wirkung den Pro- und Remotoren entsprechenden Muskeln wollen wir die Bezeichnung Pro- und Reductoren einführen. Die den Levatoren und Depressoren analogen Muskeln seien als Abductoren und Adductoren bezeichnet. Die verschiedenen andern Bezeichnungen, die außerdem noch angewandt sind, finden ihre Erklärung, soweit sie einer solchen bedürfen, bei den Einzelbeschreibungen.

Auf eine nähere Beschreibung des Endopodits müssen wir hier infolge seiner sehr verschiedenen Ausbildung in den einzelnen Extremitäten verzichten und verweisen daher auf die Einzelbeschreibungen. Bezüglich des Exopodits sei hier noch erwähnt, daß die Achse des Gelenkes, das ihn mit dem Basipodit verbindet, parallel zu der Achse steht, um die der Basipodit gegen den Coxopodit bewegbar ist. Zur Bewegung des Exopodits dient demnach ein Abductor bzw. Adductor.

Diese Ausführungen gelten natürlich nicht für die erste Antenne, die keinen Spaltfußcharakter trägt, noch auch für das Auge, das ebenfalls hier beschrieben wird. Auch die Mandibel macht dadurch eine Ausnahme, daß ihr Protopodit nur um eine Achse beweglich ist, also nicht rotieren kann.

I. Der Kopf.

1. Das Auge.

Musculus oculi basalis anterior.

(*o. b. a* Fig. 1, 7, 9, 12.)

(M. Milne Edwards: Muscle fléchisseur des yeux. Mocquard: Muscles moteurs extrinsèques des tiges oculifères.)

Er entspringt median an dem vordern Ende des Epistomas zwischen den Coxalgliedern der zweiten Antenne (Fig. 12) mit einer langen,

unpaaren Sehne (*o b s* Fig. 9, 12), wird darauf paarig und inseriert an dem dorsomedianen proximalen Rande des die beiden Augenstiele verbindenden weichen Chitinringes. (In Fig. 10 ist dieser Muskel abgetrennt und seine Ansatzstelle mit × bezeichnet.) Seine Wirkungsweise wird uns klar werden, wenn wir uns den Bau der Augenstiele vergegenwärtigen. Das Auge losgelöst vom Körper zeigt in dorsaler Ansicht (Fig. 10) einen mittleren, unpaaren, weichen Chitinring, der die auf ihn folgenden festeren Glieder verbindet. Dieser ist jedoch nicht vollkommen geschlossen, sondern erhält an seiner proximalen Seite einen Ausschnitt in verkürzter Eiform (*o* Fig. 12), der das Körperinnere mit dem Augeninnern verbindet. Dieser Ausschnitt kommt in seiner horizontalen Ausbreitung derjenigen des medianen Chitinringes gleich, stößt demnach lateral unmittelbar an das feste Glied des Augenstieles, das um diesen Punkt drehbar ist. Da die beiden Muskeln dicht nebeneinandergelagert vollkommen medial an dem weichen Chitinring angreifen, so wird dieser infolge der Kontraktion in seinem medianen Umfange verkürzt. Die Folge davon ist eine Einknickung des weichen Ringes, die an der distalen Seite am stärksten ist. Das auf ihn folgende feste Glied wird infolgedessen mit seinem distalen Ende in der Horizontalebene bewegt und vom Körper etwas entfernt, die Augen somit einander etwas genähert.

(Die paarige, den medianen Chitinring angreifende Muskulatur weist darauf hin, daß dieser Ring keine unpaare Ausstülpung des Körpers, sondern die verschmolzenen Grundglieder der Augenstiele darstellt. Das darauf folgende feste Glied, das man bisher als Grundglied bezeichnet hat, ist demnach in Wirklichkeit das zweite Glied und sei daher fernerhin auch so bezeichnet.

Ohne auf ihre Beschreibung einzugehen, stellt M. Milne Edwards diesen Muskel auf Taf. XIII, Fig. 2 dar und bezeichnet ihn als fléchisseur des yeux. Eine Sehne hat er dabei nicht angegeben.)

Musculus oculi basalis posterior.

(*o. b. p.* Fig. 1, 7, 9, 12.)

Er entspringt an derselben unpaaren Sehne (*o b s* Fig. 9, 12), die sich noch ein kurzes Stück unpaar über die von ihr abgehenden vordern Basalmuskeln fortsetzt. Er wird dann ebenfalls paarig, geht schwach divergierend in eine dünne Sehne ausgezogen zwischen den vordern Magenmuskeln hindurch und heftet sich dorsal kurz hinter dem Rostrum an. Diese Stelle ist häufig schon äußerlich durch zwei kleine Einbuchtungen des Carapax kurz hinter dem Rostrum zu erkennen. Der Muskel

steht nicht mit dem Auge in unmittelbarer Verbindung und hat eine sehr eigenartige Aufgabe. Betrachten wir Fig. 9, die einen schematischen Medianschnitt durch das Vorderende des Kopfes darstellt, so sehen wir, daß die unpaare Sehne (*o b s* Fig. 9) dicht über das Oberschlundganglion (*g* Fig. 9) hinwegführt. Es ist leicht zu ersehen, daß durch Kontraktion des vorderen Basalmuskels (*o b a* Fig. 9) ein Druck der Sehne auf das Ganglion ausgeübt würde. Dies wird verhindert durch den hinteren Basalmuskel (*o b p* Fig. 9), der die Sehne von dem Ganglion wegzieht und zugleich den vorderen Muskel verstärkt. [Auch dieser Muskel ist bei *Homarus* gut ausgebildet und weicht nur dadurch ab,

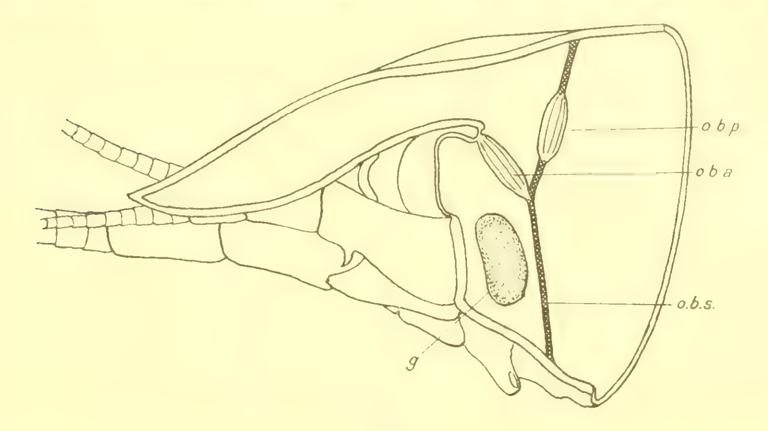


Fig. 9.

Schematischer Medianschnitt durch das Vorderende des Kopfes. *o.b.a*, M. oculi basalis anterior; *o.b.p*, M. oculi basalis posterior; *o.b.s*, Sehne des M. oculi basalis anterior; *g*, Oberschlundganglion.

daß seine Divergenz etwas geringer und seine Sehne, mit der er dorsal ansitzt, bedeutend kürzer ist.]

In Zusammenhang mit den Basalmuskeln stehen noch einige sehnige Fasern, die ebenso wie die hinteren Basalmuskeln wohl lediglich zum Schutze des Oberschlundganglions dienen. An der Stelle, die von der unpaaren Sehne die vorderen Basalmuskeln abgehen läßt, biegt zu beiden Seiten je ein dünnes sehniges Band ab (Fig. 12), das sich lateral an dem in die Augen führenden Ausschnitte ansetzt. Von hier zieht beiderseits ein dünnes Band dorsal zur Insertionsstelle des hinteren Basalmuskels.

[Das System der Augenbasalmuskeln weist bei *Homarus* einige Abweichungen auf. Die bei *Astacus* unpaare lange Sehne zeigt bei *Homarus* kurz nach ihrem Ursprunge einen langen Schlitz, ist demnach teilweise paarig, wird jedoch kurz vor der Abzweigung der paarigen

vorderen Augenmuskeln wieder unpaar. Der weitere Verlauf entspricht ganz den Verhältnissen bei *Astacus* und unterscheidet sich nur darin erheblich, daß diese lange Sehne an ihrem Ursprunge zwei sehnige Äste nach hinten entsendet, die zu beiden Seiten des Ösophagus ihr Ende finden. MOCQUARD beschreibt den contractilen Teil der vorderen Augenmuskeln als »Muscles moteurs extrinsèques des tiges oculifères«, während er das gesamte übrige sehnige System als »Appareil musculo-tendineux cephalique« bezeichnet. Die beiden hinteren Basalmuskeln der Augen nennt er »ses branches supérieurs«, bringt sie demnach nicht mit den Augen in Zusammenhang, die beiden die Augenöffnung überspannenden sehnigen Bänder »ses expansions latérales«.]

Musculus oculi attractor.

(*attr.* Fig. 10.)

Er entspringt mit kurzer Sehne nahe bei der Stelle, an der das zweite feste Glied lateral mit der in die Augen führenden Öffnung des Kopfskelets (*o* Fig. 12) zusammenstößt. Kegelförmig sich verbreiternd heftet er sich mit schmal ovaler Fläche der dorsodistalen Seite des zweiten Gliedes an. Er vermag das distale Ende des zweiten Gliedes dem Körper zu nähern, so daß es fest anliegt, und stellt daher den Antagonisten der eben beschriebenen Basalmuskeln dar. Er ist nur schwach ausgebildet.

Musculus oculi adductor.

(*add.* Fig. 10.)

An dem dorsodistalen Abschnitte des zweiten Gliedes ohne Sehne entspringend zieht er nach dem Augenbecher, wo er sich medioproximal ebenfalls ohne Sehne anheftet. Er hat gerade, cylindrische Gestalt und bewegt den Augenbecher in der Frontalebene medial nach vorn. Durch seine schräge Stellung vermag er eine Drehung des Augenbechers um seine Längsachse hervorzurufen, und zwar bewegt er den rechten Augenbecher proximal gesehen im Sinne des Uhrzeigers.

Musculus oculi abductor.

(*abd.* Fig. 10.)

Er entspringt im ventroproximalen Teile des zweiten Gliedes, dicht bei der Ursprungsstelle des Attractors mit ganz kurzer Sehne. Seine etwas gedrehten Fasern heften sich lateral mit breiter Fläche etwa in der Mitte des Augenbechers an. In seiner Hauptwirkung der Antagonist des Adductors vermag auch er den Augenbecher in demselben Sinne wie dieser um seine Längsachse zu drehen.

Musculi oculi retractores.

Vier an der Zahl entspringen sie an der das zweite Glied mit dem Augenbecher verbindenden Gelenkhaut und heften sich im Augenbecher selbst an. Sie vermögen diesen somit an das zweite Glied bzw. an den Körper heranzuziehen. Eine Sehnenbildung findet bei ihnen nicht statt.

Musculus oculi retractor dorsalis.

(*r d* Fig. 10.)

Er entspringt mit schmal ovaler Fläche, die in ihrer Längsachse dem Adductor ungefähr parallel verläuft und mit ihrem proximalen

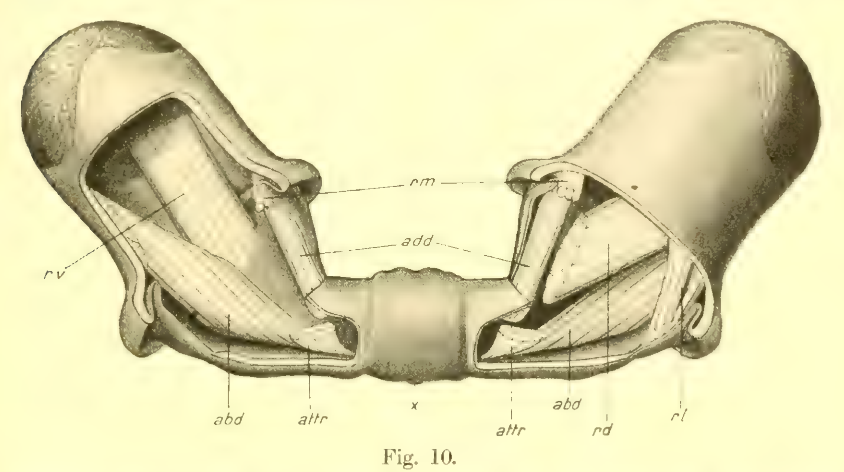


Fig. 10.

Augen vom Körper losgelöst, Stiel geöffnet, Dorsalansicht. *abd*, M. oculi abductor; *add*, M. oculi adductor; *attr*, M. oculi attractor; *rd*, M. oculi retractor dorsalis; *rl*, M. oculi retractor lateralis; *rm*, M. oculi retractor medialis; *rv*, M. oculi retractor ventralis; × Insertionsstelle der Basalmuskeln.

Ende den dorsodistalen Rand des zweiten Gliedes fast berührt. Seine Fasern verlaufen zu denen des Adductors etwa in einem Winkel von 75° und inserieren an dem mittlern dorsoproximalen Abschnitte des Augenbechers. Außer seiner retraktorischen Funktion wirkt er durch seinen schrägen Faserverlauf dem Adductor in seiner Drehbewegung entgegen.

Musculus oculi retractor ventralis.

(*r v* Fig. 10.)

Er liegt dem dorsalen Retraktor gerade gegenüber, zeichnet sich aber durch geraden Faserverlauf aus. An der Ventralseite der Gelenkhaut flach ausgebreitet entspringend, inseriert er in dem ventrodistalen Teile des Augenbechers.

Musculus oculi retractor lateralis.

(*r l* Fig. 10.)

Etwas schwächer als die beiden vorhergehenden Retractoren entspringt er lateral an der Gelenkhaut und läßt zwei Teile erkennen. Der eine Ast zieht dorsal und heftet sich hier lateral von dem dorsalen Retractor an, während der andre Ast lateral bleibt und an dem proximalen Teile des Augenbechers inseriert.

Musculus oculi retractor medialis.

(*r m* Fig. 10.)

Dicht bei der Insertionsstelle des Adductors sich anheftend entspringt er diesem parallel laufend an der Gelenkhaut. Er stellt nur eine dünne kleine Schicht ganz kurzer Fasern dar und hat infolgedessen für die Bewegung des Auges keine allzugroße Bedeutung.

[Suckow gibt nur vier Augenmuskeln an, die den Augenbecher bewegen, und zwar je nach ihrer Lage nach oben, unten, innen und außen. Seiner Abbildung nach läßt er sie alle proximal im Grundgliede entspringen. Leider läßt er sich auf eine nähere Beschreibung nicht ein.]

2. Die erste Antenne.

Die Sonderstellung, welche die erste Antenne unter den Extremitäten einnimmt, kommt auch in ihrer Muskulatur zum Ausdruck. Zwar wird auch bei ihr das erste Glied um eine auf der Sagittalebene senkrecht stehende Achse bewegt, so daß wir auch hier einen Promotor und einen Remotor finden. Das zweite Glied ist aber nicht senkrecht zu der Bewegungsrichtung des ersten Gliedes zu bewegen, sondern nur parallel. Ebenso verhalten sich auch die weiteren Glieder. Dementsprechend weicht auch die Muskulatur von der der anderen Extremitäten ab.

Musculus promotor I. Ant.

(*prom*, Fig. 11, *prom I* Fig. 12.)

Er entspringt an der lateralen Ecke des dreieckigen Ausschnittes, der die Verbindung des Körperinnern mit dem Innern der ersten Antenne herstellt (*I. Ant.* Fig. 12). Hier entspringt er dorsal wie ventral und heftet sich mit seinen kurzen dünnen Fasern dorsolateral an dem proximalen Rande des ersten Gliedes an. Er bewegt die erste Antenne in der Sagittalebene und wird unterstützt durch die dorsale, zwischen dem ersten Gliede und dem Kopfskelet nur kurze Gelenkhaut, die wie ein elastisches Band wirkt.

Musculus remotor a. I. Ant.

(*rem.a* Fig. 11, *rem a I* Fig. 12.)

Er entspringt mit kurzer Sehne an der caudalen Ecke der in die erste Antenne führenden Öffnung (*I. Ant.* Fig. 12). Kegelförmig sich verbreiternd heftet er sich mit breiter Fläche an der ventralen Seite

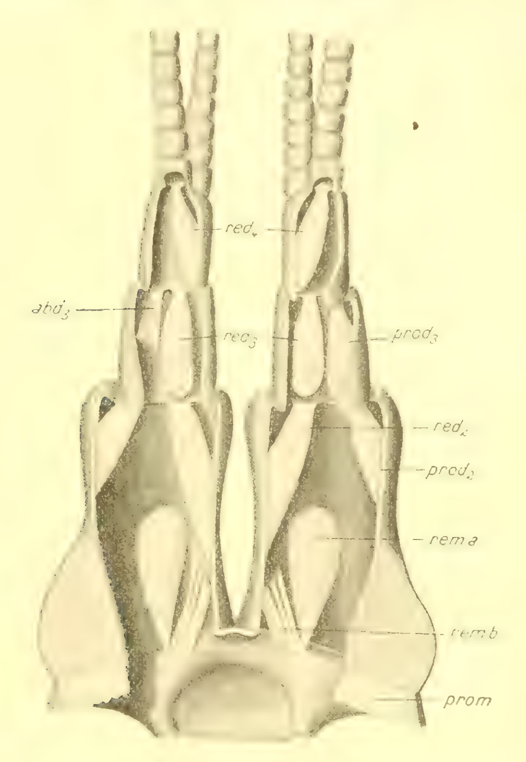


Fig. 11.

Erste Antenne, Dorsalansicht. *prom*, M. promotor; *rem a*. M, remotor a; *rem b*, M. remotor b; *$prod_2$*, M. productor des zweiten Gliedes; *red_2*, M. reductor des zweiten Gliedes; *$prod_3$*, M. productor des dritten Gliedes; *red_3*, M. reductor des dritten Gliedes; *abd_3*, M. abductor des dritten Gliedes; *red_4*, M. reductor der Riechgeißel.

des ersten Gliedes an und reicht hier bis in die Mitte desselben. Er liegt demnach ventral unter der Statocyste und stellt den Antagonisten des Promotors dar.

Musculus remotor b. I. Ant.

(*rem.b* Fig. 11.)

Ohne Sehnenbildung dicht neben dem Remotor a entspringend inseriert auch er ventral im ersten Gliede, median von dem Remotor a

gelegen. Er besteht nur aus einer flachen Schicht kurzer, dünner Fasern, steht hinter jenem an Stärke weit zurück und unterstützt ihn in seiner Wirkung.

Musculus productor 2. I. Ant.

(*prod.*$_2$ Fig. 11.)

Lateral in der distalen Hälfte des ersten Gliedes mit breiter Fläche entspringend inseriert er dorsolateral an dem proximalen Rande des zweiten Gliedes ohne Sehnenbildung. Er bewegt das zweite Glied in der Sagittalebene in dorsaler Richtung.

Musculus reductor 2. I. Ant.

(*red.*$_2$ Fig. 11.)

Er entspringt medial in der Mitte des ersten Gliedes mit breiter Fläche und heftet sich ventromedial an dem proximalen Rande des zweiten Gliedes ebenfalls ohne Sehnenbildung an. Er wirkt dem Productor 2 in seiner Funktion entgegen und übertrifft ihn an Stärke.

Musculus productor 3. I. Ant.

(*prod.*$_3$ Fig. 11.)

Er nimmt ohne Sehnenbildung ventrolateral in dem proximalen Teile des zweiten Gliedes seinen Ursprung und inseriert sich etwas verjüngend mit ganz kurzer, flacher Sehne dorsolateral an dem proximalen Rande des dritten Gliedes. Er bewegt das dritte Glied dorsalwärts in der Sagittalebene.

Musculus reductor 3. I. Ant.

(*red.*$_3$ Fig. 11.)

Als Antagonist des Productors 3 nimmt er eine diesem genau entgegengesetzte Lage ein. Dorsomedian in dem proximalen Abschnitte des zweiten Gliedes ohne Sehne entspringend zieht er sich etwas verjüngend medioventral, wo er sich mit ganz kurzer, flacher Sehne an dem proximalen Rande des dritten Gliedes anheftet. Seinem Antagonisten kommt er an Stärke gleich.

Musculus abductor 3. I. Ant.

(*abd.*$_3$ Fig. 11.)

Er entspringt ventrolateral in der distalen Hälfte des zweiten Gliedes und inseriert lateral an dem proximalen Rande des dritten Gliedes. Er ist nur schwach ausgebildet und besteht aus wenigen dünnen Fasern.

Da das dritte Glied nur in einem Punkte median fest eingelenkt ist, wird es durch ihn in der Horizontalebene bewegt und von der Medianen entfernt. Als Antagonist dient die in der Nähe des Gelenkpunktes elastische Gelenkhaut. Das dritte Glied wird dadurch in den Stand gesetzt, zu rotieren, eine Bewegung, die wir bei den andern Extremitäten in dieser Ausbildung nur beim Basipodit oder höchstens noch beim Coxopodit wiederfinden.

Musculus reductor 4 I. Ant.

(*red.*$_4$ Fig. 11.)

Medial in dem proximalen Abschnitte des dritten Gliedes entspringend heftet er sich mittels kurzer, flacher Sehne sich etwas verjüngend ventral an dem proximalen Rande des ersten Ringes der Riechgeißel an. Er bewegt diese ventralwärts in der Sagittalebene. Ihm entgegen wirkt die dorsale elastische Gelenkhaut, so daß im Ruhezustande die Riechgeißel in einem Winkel von etwa 40° zur inneren Geißel steht. Weder diese noch die einzelnen Ringe der Geißeln sind durch eigene Muskulatur ausgezeichnet.

3. Die zweite Antenne.

Die zweite Antenne weist von allen Kopfextremitäten die beste Gliederung und dementsprechend größte Bewegungsfähigkeit auf. Trotz ihres etwas komplizierten Baues können wir sie gut auf unser Schema zurückführen.

Musculus promotor II. Ant.

(*prom.II* Fig. 12, *prom.* Fig. 13, *prom.II Ant.* Fig. 1, 7.)

Ventral von den Scheitelfortsätzen (*s* Fig. 12), den Ansatzstellen der vorderen Magenmuskeln, entspringt er lateral an dem dorsalen Kopfschild mit breiter Fläche. In seiner Form sehr abgeplattet, verjüngt er sich stark und läuft in eine kurze, kräftige Sehne aus, die proximal an dem Rostralende des Coxopodits ansitzt. Er bewirkt eine Vorwärtsbewegung bzw. Hebung des Coxopodits.

Musculus remotor II. Ant.

(*rem.* Fig. 13, *rem.II* Fig. 12, *rem. II Ant.* Fig. 1, 7.)

Er ist in seiner Form seinem Antagonisten, dem Promotor, sehr ähnlich und entspringt, ventral von ihm gelegen, ebenfalls lateral an dem dorsalen Kopfschilde, um sich mit kurzer, kräftiger Sehne lateral an dem proximalen Rande des caudalen Abschnittes des Coxopodits

anzuheften. [Bei *Homarus* weicht dieser Muskel gegenüber seinem Antagonisten dadurch ab, daß er bedeutend verstärkt und nicht abgeplattet ist.]

[SUCKOW hält den Coxopodit der zweiten Antenne für ein Gehörorgan, das von den hier als Promotor und Remotor bezeichneten Muskeln in Bewegung gesetzt wird. Die zweite Antenne beginnt infolgedessen nach ihm erst mit dem Basipodit.]

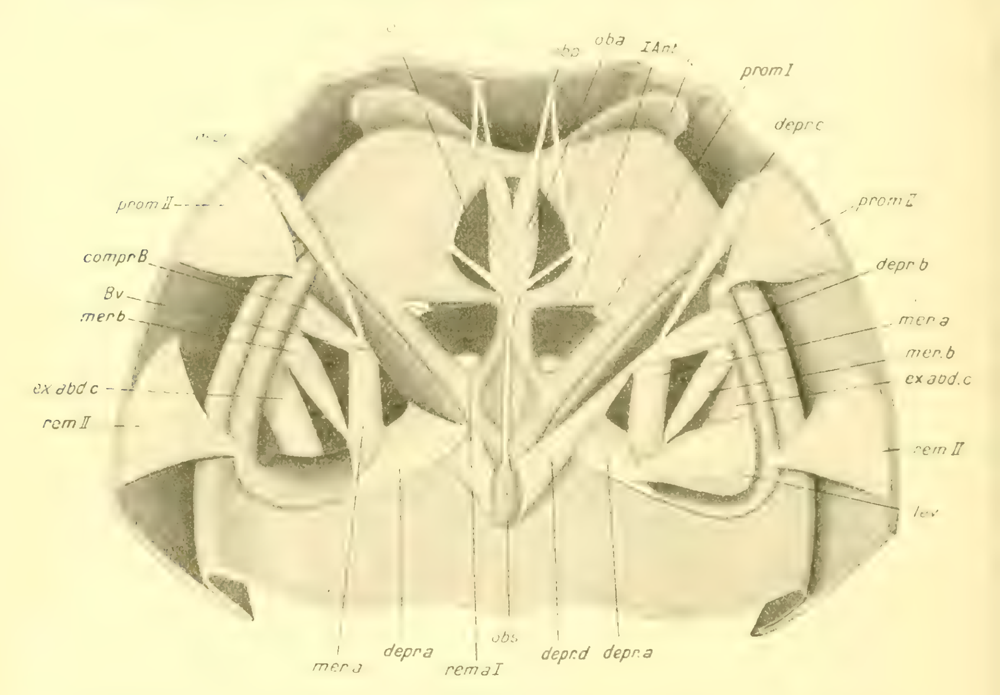


Fig. 12.

Vorderer Kopfabschnitt in Caudalansicht. *oba*, M. oculi basalis anterior; *obp*, M. oculi basalis posterior; *obs*, Sehne des M. oculi basalis anterior; *o*, Augenhöhle; *rem a I*, M. remotor a I. Antennae; *promI*, M. promotor I. Antennae; *IAnt*, Höhle der ersten Antenne; *prom.II*, M. promotor II. Antennae; *rem.II*, M. remotor II. Antennae; *lev*, M. levator II. Antennae; *depr (a, b, c, d)*, M. depressor (a, b, c, d) II. Antennae; *comprB*, M. compressor basipoditis II. Antennae; *exabd.c*, M. exopoditis abductor c II. Antennae; *mer a*, M. meropoditis a; *mer b*, M. meropoditis b; *Bv*, dorsomedianer Vorsprung im Basipodit; *s*, Scheitelfortsatz.

Musculus levator II. Ant.

(*lev.* Fig. 12, 13.)

Er entspringt in der medianen Hälfte des caudalen Abschnittes des Coxopodits in der Nähe des proximalen Randes mit kräftiger Sehne. Zu einem starken, kompakten Muskel anschwellend inseriert er ohne Sehnenbildung proximal in dem lateralen Abschnitte des Basipodits.

Er ist horizontal gelagert und bewegt diesen um den ventralen Gelenkpunkt (*B* Fig. 13) in der Horizontalebene von innen nach außen. Er weicht dadurch von der Norm ab, daß er nicht im Körper seinen Ursprung findet.

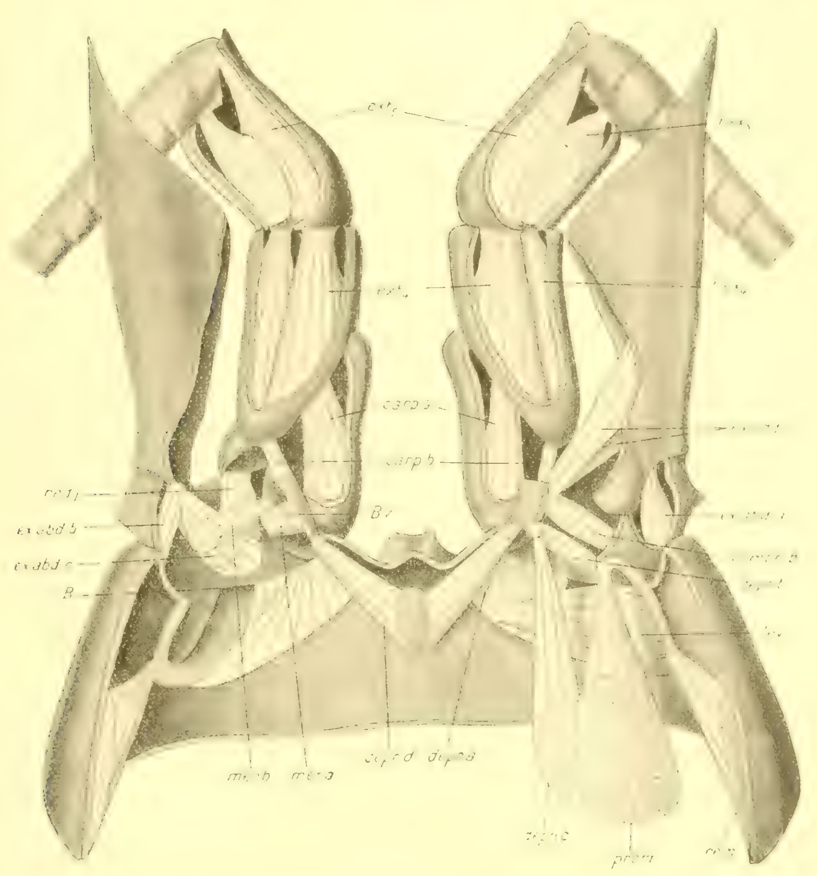


Fig. 13.

Zweite Antenne. Dorsalansicht. Auf der linken Seite die untere Muskelschicht freigelegt. *prom.*, M. promotor; *rem.*, M. remotor; *lev.*, M. levator; *depr* (*a*, *b*, *c*, *d*), M. depressor (a, b, d, c); *compr.B*, M. compressor basipoditis; *exadd.*, M. adductor exopoditis; *exabd* (*a*, *b*, *c*), M. abductor exopoditis. *red*$_1$, M. reductor ischiopoditis; *mer.a*, M. meropoditis a; *mer.b*, M. meropoditis b; *carp* (*a* u. *b*), M. carpopoditis (a u. b); *ext.*$_4$, M. extensor propoditis; *flex.*$_4$, M. flexor propoditis; *ext.*$_5$, M. extensor dactylopoditis; *flex*$_5$, M. flexor dactylopoditis; *B*, Gelenkpunkt zwischen Coxopodit und Basipodit; *BV*, dorsomedianer Vorsprung im Basipodit.

Musculi depressores II. Ant.

Vier an der Zahl wirken sie dem Levator entgegen. Da der Basipodit nur in einem Punkte (*B* Fig. 13) fest eingelenkt ist, sind sie im-

stande, vermöge ihrer in verschiedenen Winkeln gegeneinander gerichteten Stellung denselben rotieren zu lassen.

Musculus depressor a. II. Ant.

(*depr.a* Fig. 12, 13.)

Er entspringt ventromedial in dem proximalen Teile des Coxopodits und inseriert ventromedial an dem proximalen Rande des Basipodits. Er besteht aus zwei dünnen übereinanderliegenden Schichten, die beide in dem proximalen Teile mehr als die mediale Hälfte des Coxopodits einnehmen und hier einander vollkommen decken. An der Insertionsstelle bleibt jedoch die ventrale Schicht infolge der medialen Faserrichtung der dorsalen Schicht von dieser lateral unbedeckt.

Musculus depressor b. II. Ant.

(*depr.b* Fig. 12, 13.)

Er entspringt lateral im Coxopodit an dessen rostralem Ende dicht bei der Insertionsstelle des Promotors. Sich etwas verjüngend inseriert er mit kurzer Sehne in der Mitte des mediodorsalen Abschnittes des Basipodits. Infolge dieser Lage führt er außer depressorischer auch noch promotorische Bewegung aus. Zum besseren Verständnis dieser Verhältnisse verweise ich auf die beiden Abbildungen 12 und 13, von denen die eine (13) die zweite Antenne in dorsaler Ansicht darstellt, die andere (12) den vordern Kopfabschnitt in Caudalansicht zeigt, so daß man in das Innere der zweiten Antenne hineinsieht.

Musculus depressor c. II. Ant.

(*depr.c* Fig. 12, 13.)

Dorsal dicht neben dem Promotor mit breiter Fläche entspringend heftet sich der schwache, zu einer langen, dünnen Sehne ausgezogene Muskel an der Insertionsstelle des Depressors b an. Er bildet mit diesem einen Winkel von etwa 45° und hat noch mehr als dieser eine promotorische Funktion.

Musculus depressor d. II. Ant.

(*depr.d* Fig. 12, 13.)

Auch er heftet sich an der Insertionsstelle des Depressors b und c an und zieht ein wenig sich verbreiternd median, wo er an dem Vorderende des Epistomas, zwischen den beiden Coxopoditen der zweiten Antenne seinen Ursprung findet. Er bildet mit dem Depressor b einen Winkel von etwa 100° und wirkt ihm wie dem Depressor c entgegen, indem er remotorische Bewegungen auszuüben vermag.

Musculus compressor basipoditis II. Ant.

(*compr.B.* Fig. 12, 13.)

Er entspringt dorsolateral in dem proximalen Abschnitte des Basipodits und inseriert mediodorsal in der Mitte des distalen Teiles des Basipodits an einem festen Skeletvorsprung (*B.v* Fig. 12). Da er dem Depressor b parallel läuft, wird er in Caudalansicht von ihm verdeckt. Er bewirkt eine Zusammenpressung des nicht vollkommen festen Basipoditringes, eine Funktion, die wir in keiner andern Extremität wiederfinden.

Musculus exopoditis adductor II. Ant.

(*ex.add.* Fig. 13.)

An dem ebenerwähnten Vorsprunge an der Mediodorsalseite des Basipodits (*B v* Fig. 12, 13) entspringend teilt er sich in zwei Blätter, von denen sich das eine dorsal, das andere ventral im Innern der Schuppe, nahezu in der Mitte anheftet. Er bewegt die Schuppen in der Horizontalebene und nähert sie einander.

Musculus exopoditis abductor (a, b, c) II. Ant.

(*ex.abd.* [*a*, *b*, *c*] Fig. 12, 13.)

Er ist der Antagonist des Adductors und läßt drei Teile erkennen, die alle an dem lateralen Proximalrande der Schuppe inserieren. Der dorsal gelegene Ast (*ex.abd.a* Fig. 13) entspringt dorsolateral im Basipodit, der mittlere Ast (*ex.abd.b* Fig. 13) entspringt lateral im Basipodit, während der bedeutend stärkere ventrale Ast (*ex.abd.c* Fig. 12, 13) in dem proximalen Abschnitte des Basipodits ventrolateral seinen Ursprung hat.

Musculus reductor ischiopoditis II. Ant.

(*red.*$_1$ Fig. 13.)

Dicht neben der Ursprungsstelle des ventralen Abductorastes des Exopodits entspringt auch er ventral im Basipodit, inseriert ventral an dem Proximalrande des Ischiopodits, des ersten Gliedes des Endopodits, und hat eine flach abgeplattete Gestalt. Den Ischiopodit bewegt er in der Sagittalebene ventralwärts. Da dieser zugleich mit dem ventrolateralen Ende des Carpopodits, des dritten Gliedes des Endopodits, verbunden ist, so bewirkt der Muskel eine Drehung des Carpopodits um seine Längsachse, und zwar wird derselbe bei der linken Extremität bei caudaler Ansicht entgegengesetzt dem Sinne des Uhrzeigers gedreht.

Musculus meropoditis a. II. Ant.

(*mer.a* Fig. 12, 13.)

Er entspringt mediodorsal an dem schon mehrfach erwähnten Vorsprunge des Basipodits (*B v* Fig. 12, 13) und inseriert ventral in der Mitte des proximalen Abschnittes des Meropodits, des zweiten Gliedes des Endopodits. Er bewegt das Glied in der Transversalebene ventral. Da der Meropodit dorsomedial mit dem Carpopodit verbunden ist, wird dieser bei Kontraktion des Muskels ebenfalls um seine Längsachse gedreht, und zwar in entgegengesetztem Sinne, indem er durch den Musculus reductor ischiopoditis bewegt wird. Dieser ist demnach der Antagonist des Musculus meropoditis.

Musculus meropoditis b. II. Ant.

(*mer.b* Fig. 12, 13.)

Er nimmt dicht neben dem Compressor des Basipodits (*compr.B* Fig. 12), also dorsolateral seinen Ursprung und inseriert sich verjüngend an dem Proximalrande des Meropodits, dicht neben dem Musculus meropoditis a, den er in seiner Wirkung unterstützt.

Musculus carpopoditis (a u. b). II. Ant.

(*carp.*[*a* u. *b*] Fig. 13.)

Der bei weitem größere, median gelegene Muskel (*carp.a* Fig. 13) entspringt in dem proximalen Teile des Meropodits und heftet sich dorsal in der Mitte des Proximalrandes des Carpopodits, des dritten Endopoditgliedes, an. Der sehr schwache und nur kurze laterale Muskel (*carp.b* Fig. 13) nimmt dorsolateral am Rande des Meropodits seinen Ursprung und inseriert dorsolateral an dem Proximalrande des Carpopodits. Beide Muskeln bewirken eine Hebung des Carpopodits, der in geringem Grade die ventrale elastische Gelenkhaut entgegenwirkt.

Musculus flexor propoditis II. Ant.

(*flex.*$_4$ Fig. 13.)

Ventrolateral im proximalen Teile des Carpopodits entspringend heftet er sich ventrolateral an dem Proximalrande des Propodits, des vierten Endopoditgliedes, mit einer kurzen, flachen Sehne an. Er bewirkt eine Auswärtsbewegung des Propodits.

Musculus extensor propoditis II. Ant.

(*ext.*$_4$ Fig. 13.)

Er wirkt dem Flexor des Propodits entgegen und nimmt dorsomedial in dem proximalen Teile des Carpopodits seinen Ursprung, um

sich dorsomedial an dem Proximalrande des Propodits mit einer kurzen, flachen Sehne anzuheften.

Musculus flexor dactylopoditis II. Ant.

(*flex.*$_5$ Fig. 13.)

Derselbe entspringt dorsolateral in der proximalen Hälfte des Propodits und setzt sich lateral an dem Proximalrande des Dactylopodits, der Geißel der zweiten Antenne, mit einer flachen Sehne an. Er bewirkt eine Auswärts- bzw. Rückwärtsbewegung der Geißel.

Musculus extensor dactylopoditis II. Ant.

(*ext.*$_5$. Fig. 13.)

Er ist der Antagonist des Flexors der Geißel, entspringt medioventral in dem proximalen Teile des Propodits und inseriert medial an dem Proximalrande der Geißel mittels einer kurzen Sehne.

4. Die Mandibel.

Die Mandibel nimmt unter den Extremitäten eine gewisse Ausnahmestellung ein. Eine Rotationsfähigkeit des Protopodits, des verschmolzenen Coxo- und Basipodits, ist nicht vorhanden, vielmehr nur eine Bewegung in einer Ebene um eine durch zwei Gelenkpunkte (×, × × Fig. 14) festgelegte Achse möglich. Da auch die Muskulatur dementsprechend verändert ist, ist es ohne entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen unmöglich, die den Pro- bzw. Remotoren und den Levatoren bzw. Depressoren entsprechenden Muskeln festzustellen. Wir wollen daher hier diese Bezeichnungen beiseite lassen und die alten Bezeichnungen Adductor und Abductor beibehalten.

Musculus abductor maior mandibulae.

(Suckow: Öffner der Mandibel.)

(*abd.ma* Fig. 14.)

Er entspringt median am Endoskelet, an dem lateralen Fortsatze des Kopfapodems, und heftet sich lateral an dem Innenrande der Mandibel an, an dem dorsalwärts gerichteten Vorsprunge. Der ziemlich kräftige Muskel bewirkt eine Öffnung der Mandibel. (Bei *Homarus* ist er etwas schwächer entwickelt.)

Musculus abductor minor mandibulae.

(Suckow: Öffner der Mandibel.)

(*abd.mi* Fig. 14.)

Er entspringt lateral an dem dorsalen Kopfschild dicht vor der Nackenfurche und inseriert spitz zulaufend mit kurzer Sehne lateral

an der Außenseite, kurz vor dem hinteren Gelenkpunkte (× × Fig. 14). Auch er bewirkt eine Öffnung der Mandibel. (Bei *Homarus* ist er verhältnismäßig stark ausgebildet.)

Musculus adductor posterior mandibulae.

(SUCKOW: Der große Temporalmuskel.)
(*add.p* Fig. 14, *add.p.mand.* Fig. 1, 7.)

Dorsal zu beiden Seiten des Magens mit großer Fläche entspringend läuft er in eine lange, kräftige Sehne aus, die unter dem lateralen Vor-

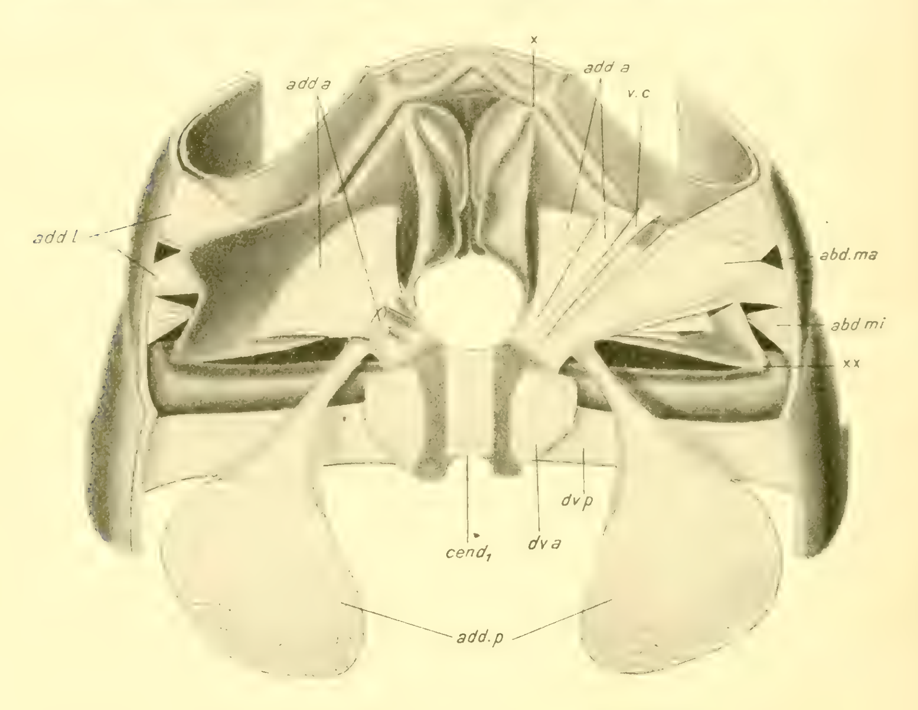


Fig. 14.

Die Mandibel. Dorsalansicht. Auf der linken Seite ist die tiefere Muskellage freigelegt. *abd.ma*, M. abductor maior; *abd.mi*, M. abductor minor; *add.p*, M. adductor posterior; *add.a*, M. adductor anterior; *add.l*, M. adductor lateralis; ×, × ×, vorderer und hinterer Gelenkpunkt der Mandibel *vc*, M. ventralis capitis; *$cend_1$*, M. compressor endophragmalis 1; *dva*, M. dorsoventralis anterior; *dvp*, M. dorsoventralis posterior.

sprung des Kopfapodems hindurchläuft und sich medial an dem caudalen Proximalrande der Mandibel anheftet. Er bewirkt eine Schließung der Mandibel und ist der kräftigste Extremitätenmuskel. Seine Sehne zeigt meist eine bläuliche Färbung. [Bei *Homarus* weicht dieser Muskel nicht nur dadurch ab, daß er schwächer entwickelt ist, sondern seine

Sehne spaltet noch sehr früh median einen dünnen Ast ab, der sich zusammen mit den hinteren Magenmuskeln vollkommen median mit nur wenigen, kurzen Fasern anheftet. Über seine Bedeutung bin ich mir nicht recht klar geworden.]

Musculus adductor anterior mandibulae.

(SUCKOW: Schließer der Mandibel.)

(*add.a* Fig. 14.)

Derselbe entspringt lateral an dem Vorderende des Kopfapodems als zwei übereinanderliegende Blätter mit zwei flachen, kräftigen Sehnen, die ventral dicht unter dem M. abductor maior liegen. Er inseriert im ventralen Innenteile der Mandibel mit zwei schmalen, langen Flächen, wobei das größere ventrale Blatt einen großen Teil des Mandibelinnern ausfüllt. Auch er fungiert als Schließer der Mandibel.

Musculus adductor lateralis mandibulae.

(SUCKOW: Öffner der Mandibel.)

(*add.l* Fig. 14.)

Lateral an dem Kopfschild vor der Nackenfurche und dem Musculus abductor minor entspringend heftet er sich an der Außenseite des dorsolateralen Mandibelvorsprunges an. Er läßt zwei Teile erkennen, von denen der vordere in der Regel den hintern an Stärke übertrifft. Auch er fungiert als Schließmuskel. [Bei *Homarus* sind diese Muskeln bedeutend stärker entwickelt. Es sind demnach beim Hummer die lateralen Mandibelmuskeln auf Kosten der medialen im Vergleich zu *Astacus* sehr verstärkt.]

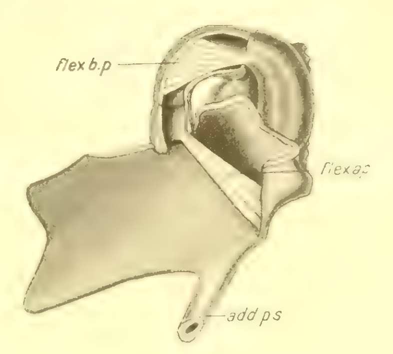


Fig. 15.
Linke Mandibel, dorsal aufpräpariert und vom Körper losgetrennt. *flex b.p*, M. flexor b palpi; *flex ap*, M. flexor a palpi; *addps*, Sehne des M. adductor posterior.

Musculus flexor a palpi mandibulae.

(*flex.ap* Fig. 15.)

Er entspringt ventromedian im Innern der Mandibel an dem hinteren Ende der Kaufläche und inseriert medioventral an dem Proximalrande des ersten Palpusgliedes. Er bewegt dieses medianwärts und findet seine gegenwirkende Kraft in der Elastizität der lateralen Gelenkhaut des ersten Gliedes.

Musculus flexor b palpi mandibulae.

(*flex.bp* Fig. 15.)

Das letzte Glied des Palpus wird ebenfalls von einem Flexor in Bewegung gesetzt, der lateral in dem proximalen Teile des vorhergehenden Gliedes entspringt und dorsomedian an dem Proximalrand des letzten Gliedes inseriert. Auch ihm wirkt die elastische Gelenkhaut entgegen.

[Suckow nimmt drei freibewegliche Glieder des Palpus an und läßt jedes von ihnen sowohl von einem Ausspanner wie von einem Beuger bewegen.]

5. Die erste Maxille.

Die erste Maxille ist stark abgeplattet und bei der Nahrungsaufnahme behilflich. Bei dieser Funktion treten die beiden Glieder des Protopodits, besonders der Coxopodit (*C* Fig. 16) in Tätigkeit. Infolgedessen sehen wir den Exopodit verschwunden und den Endopodit (*En* Fig. 16) bis auf einen kurzen ungegliederten Anfang reduziert. Dafür weist aber die Muskulatur des Coxopodits eine ungewöhnliche Entwicklung auf. Außer einem Promotor und einem Remotor treten noch weitere Muskeln auf, mit Hilfe deren das Glied rotieren kann. Diese Bewegung wird dadurch ermöglicht, daß bei den Maxillen keine festen Angelgelenke, sondern durch Chitinverdünnung gebildete Gelenkringe auftreten.

Musculus promotor I. *maxillae.*

(*prom,* Fig. 16.)

Er entspringt lateral am Kopfapodem, dicht vor dem M. dorsoventralis posterior (*d v p* Fig. 16), und inseriert dorsolateral im proximalen Abschnitte des Coxopodits (*C* Fig. 16). Diesen bewegt er um eine gegen die Sagittalebene ein wenig nach hinten geneigte Achse nach vorn bzw. dorsal und hat eine cylindrische Gestalt, ohne irgendwelche Sehnenbildung erkennen zu lassen.

Musculus remotor (a u. b) I. maxillae.

(*rem.* [*a* u. *b*] Fig. 16.)

Derselbe besteht aus zwei Ästen, die keinerlei Sehnenbildung aufweisen und ventrolateral im proximalen Abschnitte des Coxopodits, ventral von dem Promotor inserieren. Der dorsal gelegene Ast (*rem a* Fig. 16) entspringt dicht neben und vor dem Promotor und hat eine

dünne, cylindrische Gestalt, während der bedeutend stärkere ventrale Ast (*rem.b* Fig. 16) ebenfalls lateral am Kopfapodem, aber ventral von dem Promotor seinen Ursprung nimmt. Er hat eine abgeplattete Gestalt und läßt häufig noch eine Teilung in zwei dicht aufeinander liegende Blätter erkennen.

Musculus adductor lateralis coxopoditis I. maxillae.

(*add.l.c* Fig. 16.)

Er entspringt lateral kurz hinter der Nackenfurche, dorsal von dem M. dorsoventralis posterior (*d v p* Fig. 16) und ventral von dem Vorderende des M. attractor epimeralis (*attr.ep* Fig. 1, 7) mit einer langen, dünnen Sehne. Verhältnismäßig stark anschwellend heftet er sich ohne Sehne an dem mediodorsalen Vorsprunge des Coxopodits (*c v* Fig. 16) an. Er bewirkt eine Hebung bzw. Annäherung des medialen Teiles des Coxopodits an die Mundöffnung.

Musculus adductor medialis coxopoditis I. maxillae.

(*add.m.c* Fig. 16.)

Derselbe findet seinen Ursprung an dem Kopfapodem dicht neben und vor dem dorsalen Aste des Remotors (*rem.a* Fig. 16) und inseriert an demselben mediodorsalen Coxopoditfortsatze (*c v* Fig. 16). Er ist nur schwach ausgebildet und unterstützt den lateralen Adductor des Coxopodits in seiner Wirkung.

Musculus abductor coxopoditis I. maxillae.

(*abd.c* Fig. 16.)

Dicht hinter der Nackenfurche vor der langen Sehne des lateralen Adductors des Coxopodits entspringend heftet er sich lateral an dem proximalen Ende des Coxopodits an, ohne in seinem Verlauf Sehnenbildung zu zeigen. Er hat eine cylindrische Gestalt und wirkt den Adductoren des Coxopodits entgegen.

Musculus levator I maxillae.

(*lev.* Fig. 16.)

Er entspringt lateral an dem Kopfapodem, ventral unter dem Promotor, dem dorsalen Aste des Remotors und dem medialen Adductor des Coxopodits und dorsal über dem ventralen Aste des Remotors gelegen. Stark abgeplattet ohne Sehnenbildung inseriert er mediodorsal an dem proximalen Rande des Basipodits (*B* Fig. 16), den er etwas zu heben vermag.

Musculus depressor I maxillae.

(*depr.* Fig. 16.)

Derselbe liegt ventral dicht unter dem Levator, läuft mit ihm — ebenfalls stark abgeplattet — parallel und hat dieselbe Ursprungsstelle. Er inseriert medioventral an dem Proximalrande des Basipodits und ist der Antagonist des Levators.

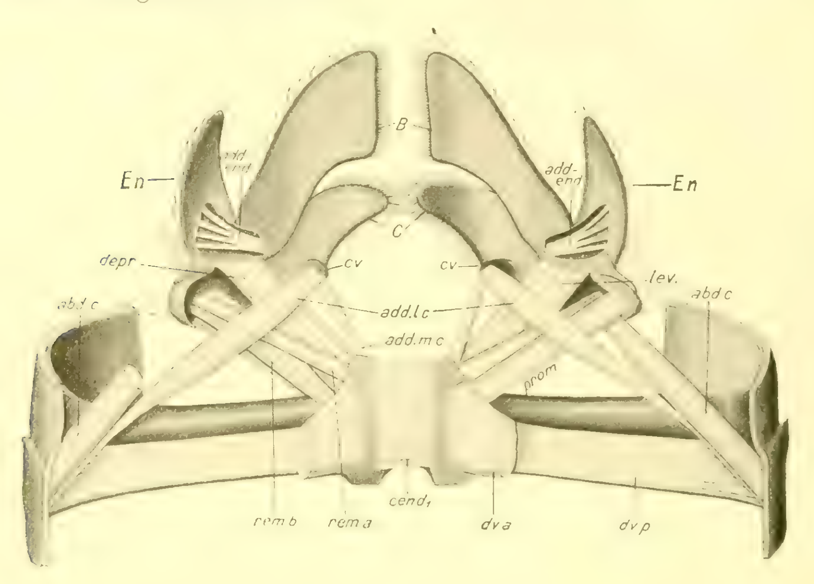


Fig. 16.

Die erste Maxille dorsal gesehen. Auf der linken Seite sind einige oberflächliche Muskeln entfernt, um die tiefere Lage zu zeigen. *prom*, M. promotor; *rem*(*a* u. *b*), M. remotor (a u. b); *add.l.c*, M. adductor lateralis coxopoditis; *add.m.c*, M. adductor medialis coxopoditis; *abd.c*, M. abductor coxopoditis; *lev*, M. levator; *depr*, M. depressor; *add-end*, M. adductor endopoditis; *cv*, mediodorsaler Vorsprung des Coxopodits; $cend_1$, M. compressor endophragmalis 1; *dva*, M. dorsoventralis anterior; *dvp*, M. dorsoventralis posterior; *c*, Coxopodit; *B*, Basipodit; *En*, Endopodit.

Musculus adductor endopoditis.

(*add. end.* Fig. 16.)

Er besteht aus einer einfachen, nur aus wenigen Fasern zusammengesetzten Schicht, die proximal im Basipodit entspringt und im Endopodit (*En* Fig. 16) sich verästelnd inseriert. Er bewirkt eine Annäherung des Endopodits an die Mediane und findet seine gegenwirkende Kraft in der Elastizität der Gelenkhaut.

6. Die zweite Maxille.

Die zweite Maxille hat eine ganz ähnliche Funktion wie die erste Maxille und ist ebenfalls stark abgeplattet. Coxopodit (*C* Fig. 17) wie

Basipodit (*B* Fig. 17) zeigen einen langen Einschnitt, so daß sie zusammen als vier dünne Blätter erscheinen. Der Endopodit (*En* Fig. 17) ist nur schwach ausgebildet. Im Gegensatz zur ersten Maxille tritt hier noch ein langer, breiter, lappenförmiger Anhang, der Scaphognathit hinzu. Die zweite Maxille scheint bei der Nahrungsaufnahme keine sehr große Bedeutung zu haben, da sie nur von sehr schwachen Muskeln bewegt wird. Nichtsdestoweniger wird auch bei ihr eine Rotationsfähigkeit erreicht, indem zu dem Promotor und dem Remotor ein dritter

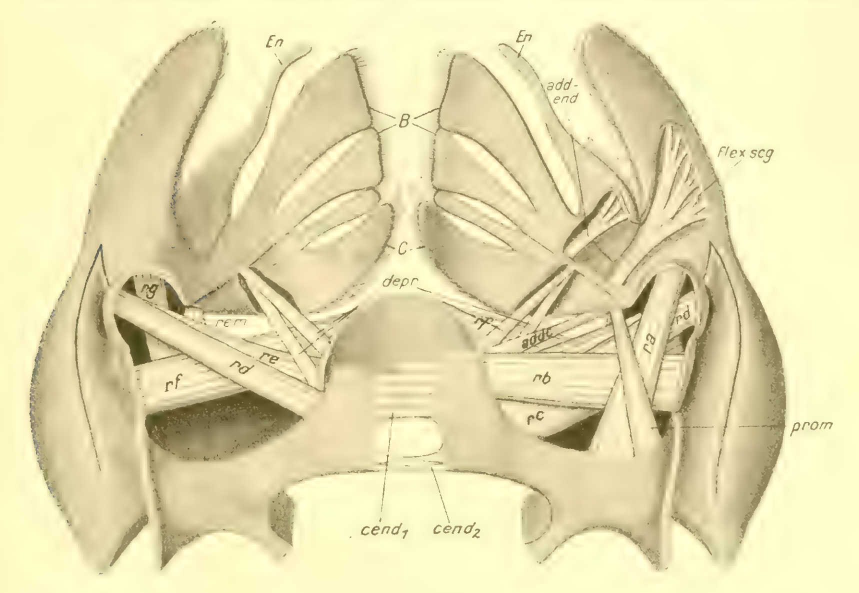


Fig. 17.

Die zweite Maxille dorsal gesehen. Auf der linken Seite sind die oberflächlichen Muskeln entfernt, um die tiefere Lage zu zeigen. *prom*, M. promotor; *rem*, M. remotor; *addc*, M. adductor coxopoditis; *depr*, M. depressor; *addend*, M. adductor endopoditis; *flexscg*, M. flexor scaphognathitis; *ra*, M. respiratorius primus; *rb*, M. respiratorius secundus; *rc*, M. respiratorius tertius; *rd*, M. respiratorius quartus; *re*, M. respiratorius quintus; *rf*, M. respiratorius sextus; *rg*, M. respiratorius septimus; *cend*$_1$ M. compressor endophragmalis 1; *cend*$_2$, M. compressor endophragmalis 2; *C*, Coxopodit; *B*, Basipodit; *En*, Endopodit.

Muskel hinzutritt, der indessen ebenfalls nur sehr schwach ist. Um so mehr fallen eine Reihe kräftig entwickelter Muskeln auf, die allein zur Bewegung des Scaphognathits dienen. Eine Sehnenbildung findet bei keinem Muskel der zweiten Maxille statt.

Musculus promotor II. maxillae.

(*prom.* Fig. 17.)

Abgeplattet entspringt er dorsolateral an dem Vorderrande des Endopleurits des mit den beiden ersten Thoracalsegmenten verschmol-

zenen letzten Kopfsegmentes und inseriert dorsolateral an dem Proximalrande des Coxopodits. Er bewegt diesen um eine Transversalachse dorsalwärts.

Musculus remotor II. maxillae.
(*rem.* Fig. 17.)

Derselbe entspringt ventrolateral an dem Endosternit desselben Segmentes, hat dieselbe Gestalt und Größe wie der Promotor und inseriert ventrolateral an dem Proximalrande des Coxopodits, ventral von dem Promotor, dessen Antagonisten er darstellt.

Musculus adductor coxopoditis II. maxillae.
(*add.c.* Fig. 17.)

Noch schwächer als die beiden vorhergehenden Muskeln entspringt er medioventral an dem Endosternit und inseriert dorsolateral an dem Proximalrande des Coxopodits dicht neben dem Promotor. Er bewirkt eine Annäherung des Coxopodits an die Mediane und kann ihn daher mit Hilfe des Promotors und Remotors rotieren lassen.

Musculus depressor II. maxillae.
(*depr.* Fig. 17.)

Er besteht aus zwei sehr dünnen Ästen, die proximal etwa in der Mitte des Basipodits inserieren, schwach divergierend den Coxopodit proximal etwa in seiner Mitte durchbrechen und ventromedial an dem Endosternit entspringen. Sie bewegen den Basipodit und mit ihm zugleich die ganze Maxille in der Horizontalebene nach innen. Ein Levator fehlt.

Musculus adductor endopoditis II. maxillae.
(*add. end.* Fig. 17.)

Medial im proximalen Abschnitte des Basipodits als eine flache Schicht weniger Fasern entspringend heftet er sich nach kurzem Verlauf etwas verästelt in dem distalen Teile des Endopodits an. Er bewirkt dessen Beugung nach innen. Ihm entgegen wirkt die elastische Gelenkhaut.

Musculus flexor scaphognathitis II. maxillae.
(*flex. scg* Fig. 17.)

Derselbe entspringt lateral im proximalen Teile des Basipodits als dünner, flacher Muskel und zieht nach dem Scaphognathit, wo er sich

anheftet, in drei Äste verzweigt, die noch einmal, meist dreiteilig verästelt sind. Diese Verästelung ist typisch für diesen Muskel und stets vorhanden. Er bewirkt eine Beugung des Scaphognathits.

Musculi respiratorii II. maxillae.

(*r* [*a, b, c, d, e, f, g*] Fig. 17.)

Die Hauptmasse der Muskulatur der zweiten Maxille, die eine Gruppe von sieben Muskeln darstellt, wird zur Atemfunktion herangezogen. In nur geringem Maße Antagonisten des Depressors dienen sie fast ausschließlich zur Bewegung des Scaphognathits, das sie zusammen mit dem Flexor des Scaphognathits in S-förmige, schraubenartige Bewegung versetzen und dadurch das Atemwasser durch die Kiemenhöhle von hinten nach vorn durchstrudeln. Diese Aufgabe erklärt die komplizierte Anordnung dieser kräftig ausgebildeten Muskeln. Der erste dieser Muskeln, Musculus respiratorius primus (*r a* Fig. 17), entspringt dorsolateral an dem Vorderrande des Endopleurits dicht neben dem Promotor, zieht ventral unter diesem hinweg und heftet sich dorsal an dem distalen Ende des durch diese Muskelmassen hervorgerufenen Skeletwulstes an. Der zweite Muskel, Musculus respiratorius secundus (*r b* Fig. 17), ist etwas stärker ausgebildet, entspringt mediodorsal am Kopfapodem, zieht unter dem ersten Muskel (*r a*) ventral in einem Winkel von etwa 80° zu diesem hindurch und heftet sich lateral an dem proximalen Teile des Skeletwulstes an. Der dritte Muskel, Musculus respiratorius tertius (*r.c* Fig. 17) entspringt ebenfalls mediodorsal am Kopfapodem, hinter dem zweiten Muskel (*r b*), führt ventral unter ihm hindurch und inseriert ventrolateral etwa in der Mitte des Skeletwulstes. Der vierte Muskel, Musculus respiratorius quartus (*r d* Fig. 17) entspringt mediodorsal am Kopfapodem, ventral von dem zweiten und dritten Muskel gelegen, und heftet sich lateral an dem distalen Teile des Skeletwulstes an. Er ist schwächer als die beiden vorhergehenden Muskeln und etwas abgeplattet. Dasselbe Verhalten zeigt auch der fünfte Muskel, Musculus respiratorius quintus (*r e* Fig. 17), der ebendort ventral von ihm inseriert und ventral unter dem hinteren Aste des Depressors zum Teil durchführend ventromedial an dem Endosternit entspringt. Der sechste Muskel, Musculus respiratorius sextus (*r f* Fig. 17) ist wieder bedeutend stärker und entspringt medioventral an dem Endosternit, von allen Muskeln am weitesten nach vorn gelagert. Ventral unter den ersten fünf Muskeln hindurchziehend inseriert er ventrolateral an dem proximalen Teile des Skeletwulstes, ventral von dem zweiten Muskel (*r b* Fig. 17). Der siebente Muskel, Musculus respi-

ratorius septimus (*r g* Fig. 17) ist wieder viel schwächer und liegt ventral von allen andern Muskeln. Er entspringt ventrolateral an dem Endosternit und heftet sich ventral an dem distalen Ende des Skeletwulstes an, ventral von dem Insertionspunkte des ersten Muskels (*r a* Fig. 17). Diese Muskeln finden kein Analogon in den andern Extremitäten. Immerhin wäre die Frage zu erwägen, ob sie von einem Levator des Basipodits abgeleitet werden dürfen, zumal da sie eine ebensolche Lage einnehmen, wie sie für einen Levator, der hier ja fehlt, zu erwarten wäre, und in geringem Maße Antagonisten des Depressors darstellen.

[Suckow hat nur zwei Muskeln, einen Heber und einen Senker des Scaphognathits angegeben. Er betrachtet diesen als Grundglied der zweiten Maxille, seine respiratorische Funktion war ihm indessen bekannt.]

II. Der Thorax.

Im Thorax haben wir acht Extremitätenpaare, die vielleicht mit Ausnahme des ersten Kieferfußes einen gemeinsamen Bau erkennen lassen. Es treten im Gegensatz zu den Maxillen gut ausgeprägte Angelgelenke auf, die eine Bewegung nur in einer Ebene gestatten. Coxopodit und Basipodit sind niemals verschmolzen und weisen hinsichtlich ihrer Achsen Verhältnisse auf, wie wir sie in dem Schema (Fig. 8) kennen gelernt haben. Der Endopodit erreicht hier seine höchste Entwicklung. Im ersten Kieferfuß nur ein kleiner, ungegliederter Anhang, zeigt er in den folgenden Segmenten eine immer größere Entfaltung, die in den Gehfüßen am stärksten ausgeprägt ist. Ein Exopodit ist nur in den drei Kieferfüßen ausgebildet.

1. Der erste Kieferfuß.

Der erste Kieferfuß gleicht in Funktion und Gestalt den beiden Maxillen. Die Gelenke haben noch nicht die Festigkeit, wie wir sie bei den übrigen Thoracalextremitäten vorfinden, und die Muskulatur ist nur schwach entwickelt. Auffällig ist das gänzliche Fehlen eines Remotors und das Auftreten zweier Promotoren. Dafür tritt zur Bewegung des Epipodits ein Muskel auf, der in den übrigen Thoracalextremitäten vollkommen fehlt. Zu diesen steht der erste Kieferfuß auch dadurch in Gegensatz, daß keiner seiner Muskeln eine Chitinsehne aufweist.

Musculus promotor medialis I. pedis maxillaris.

(*prom m* Fig. 18.)

Derselbe entspringt an der Ventralseite der verschmolzenen Paraphragmen des ersten und zweiten Thoracalsegmentes (*p* Fig. 18) und

inseriert mediorostral an dem Proximalrande des Coxopodits (*C* Fig. 18). Er bewegt diesen um eine zur Sagittalebene senkrecht stehende Achse vorwärts bzw. aufwärts und ist nur sehr schwach ausgebildet.

Musculus promotor lateralis I. pedis maxillaris.

(*prom.l* Fig. 18.)

Lateral von dem M. promotor medialis entspringt auch er an der Ventralseite der Paraphragmen und heftet sich rostrolateral an dem Proximalrande des Coxopodits an. Er unterstützt den M. promotor medialis in seiner Wirkung und ist bedeutend stärker als dieser. Ein Remotor fehlt merkwürdigerweise.

Musculus attractor epipoditis I. pedis maxillaris.

(*attr. ep.* Fig. 18.)

Er entspringt ebenfalls an der Ventralseite der Paraphragmen dicht hinter dem M. promotor lateralis und heftet sich caudal an dem proximalen Teile des Epipodits (*Ep* Fig. 18) an, den er etwas zu heben vermag. Eine entsprechende Bildung dieses Muskels finden wir in keiner der folgenden Extremitäten wieder. Ob man vielleicht daran denken dürfte, ihn von dem hier fehlenden Remotor abzuleiten, wäre immerhin zu erwägen.

Musculus levator I. pedis maxillaris.

(*lev.* Fig. 18.)

Ventral von dem Endosternit entspringend inseriert er den Coxopodit durchdringend lateral an dem proximalen Ende des Basipodits (*B* Fig. 18). Er bewegt diesen um eine auf der Transversalebene senkrecht stehende Achse nach außen.

Musculus depressor I. pedis maxillaris.

(*depr.* Fig. 18.)

Derselbe nimmt median im proximalen Abschnitte des Coxopodits seinen Ursprung und heftet sich median an dem Proximalrande des Basipodits an. Er ist der Antagonist des Levators.

Musculus reductor endopoditis I. pedis maxillaris.

(*red. end.* Fig. 18.)

Lateral am proximalen Ende des Coxopodits entspringend inseriert er sich etwas verjüngend an dem hinteren Proximalrande des Endopodits (*En* Fig. 18), den er nach hinten bewegt. Einen Antagonisten hat er nicht. Der Endopodit wird aber zum Teil mitbewegt durch den Exopodit, der dicht hinter ihm liegt.

Musculus adductor exopoditis I. pedis maxillaris.

(*add. ex.* Fig. 18.)

Er entspringt lateral im proximalen Abschnitte des Basipodits und heftet sich an der Hinterseite im proximalen Abschnitte des Grund-

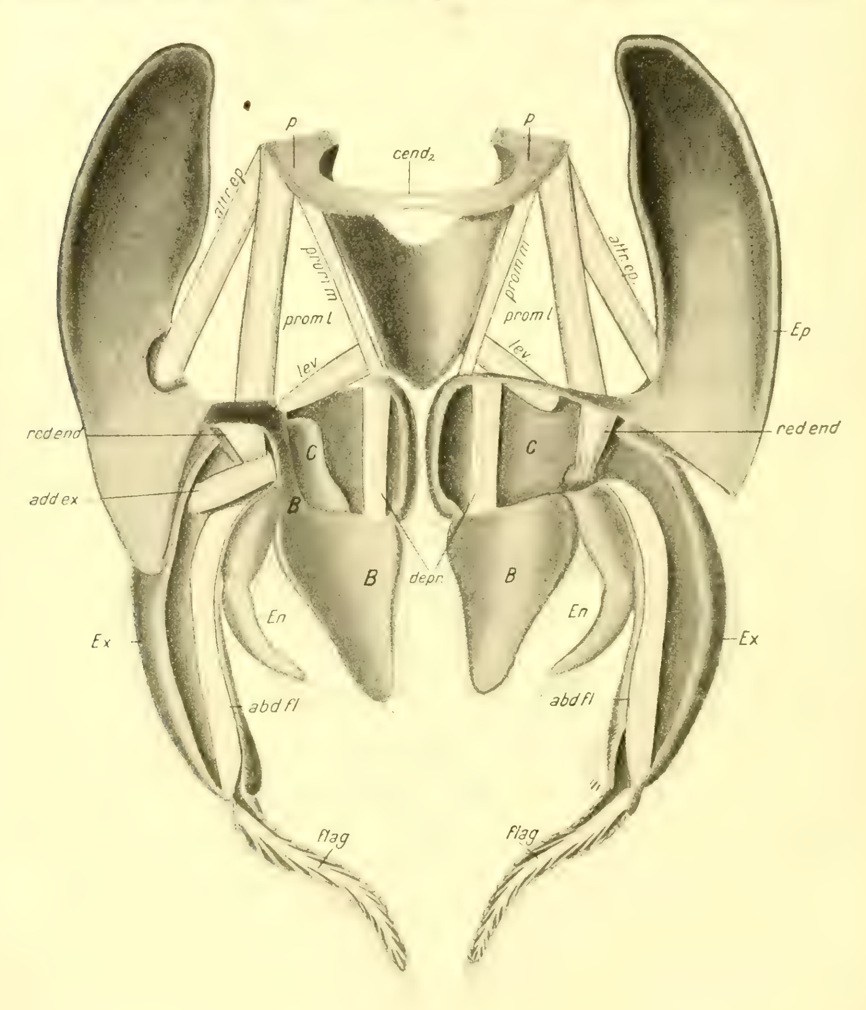


Fig. 18.

Der erste Kieferfuß von vorn gesehen. Die rechte Seite ist etwas weiter aufpräpariert und hier der M. adductor exopoditis entfernt. *promm*, M. promotor medialis; *proml*, M. promotor lateralis; *attr.ep*, M. attractor epipoditis; *lev*, M. levator; *depr*, M. depressor; *redend*, M. reductor endopoditis; *addex*, M. adductor exopoditis; *abdfl.*, M. abductor flagelli exopoditis; *flag*, M. flagellaris exopoditis; *p*, Paraphragmen des ersten und zweiten Thoracalsegmentes; *cend*$_2$ M. compressor endophragmalis 2; *C*, Coxopodit; *B*, Basipodit; *Ep*, Epipodit; *En*, Endopodit; *Ex*, Exopodit.

gliedes des Exopodits (*Ex* Fig. 18) an. Dieses bewegt er nach innen und etwas nach vorn. Ihm entgegen wirkt die laterale elastische Gelenkhaut.

Musculus abductor flagelli exopoditis I. pedis maxillaris (*abd. fl.* Fig. 18.)

Median im proximalen Abschnitte des Grundgliedes des Exopodits entspringend zieht er durch das ganze Grundglied medial hindurch, um sich schließlich am distalen Ende lateral an einer Platte anzuheften, die gegen das Grundglied beweglich und mit dem ersten Gliede der Geißel durch eine Gelenkhaut verbunden ist. Er bewegt die Geißel nach außen.

Musculus flagellaris exopoditis I. pedis maxillaris. (*flag.* Fig. 18.)

Derselbe entspringt lateral an dem ersten, die andern an Größe überragenden Gliede der Geißel, durchläuft diese fast bis zu ihrem Ende und gibt an die einzelnen Glieder dünne Fäserchen ab, die sich daselbst anheften. Die Geißel wird durch ihn in mannigfacher Weise gekrümmt.

[Suckow gibt zur Bewegung des Epipodits zwei Muskeln an, die sich beide einander decken und die Platte heben und senken. Wie hier, so läßt er stets jede Bewegung durch mindestens zwei Muskeln stattfinden und gibt daher häufig mehr Muskeln an, als ich finden konnte. So beschreibt er je zwei Muskeln, die der Bewegung des Grundgliedes des Exopodits wie dessen Geißel dienen, und bezeichnet sie als Ausspanner und Beuger. Auch die beiden Promotoren waren ihm bekannt. Er gibt ihnen indessen eine falsche Deutung, indem er sie den Coxopodit nach innen und außen bewegen läßt. Auch den Levator läßt er lateral an dem Coxopodit angreifen. Die als Beweger des Basipodits angegebenen lateralen Muskeln finden wohl in dem Reductor des Endopodits ihre Erklärung.]

2. Der zweite Kieferfuß.

Der zweite Kieferfuß läßt wie alle folgenden Thoracalextremitäten gut ausgeprägte Angelgelenke erkennen. Eine Ausnahme hiervon machen nur die Glieder des Exopodits. Wie bei allen folgenden Thoracalextremitäten weisen die Muskeln an ihrer Ursprungsstelle keinerlei Sehnenbildung auf, sondern heften sich hier mit breiter Fläche dem Skelet an. Ebenso inserieren sämtliche Muskeln an dem Proximalrande

des zu bewegenden Gliedes mittels stark abgeplatteter Chitinsehnen. Auch hiervon machen nur die Glieder des Exopodits eine Ausnahme. Die am Basipodit angreifenden Muskeln zeigen das Bestreben nach

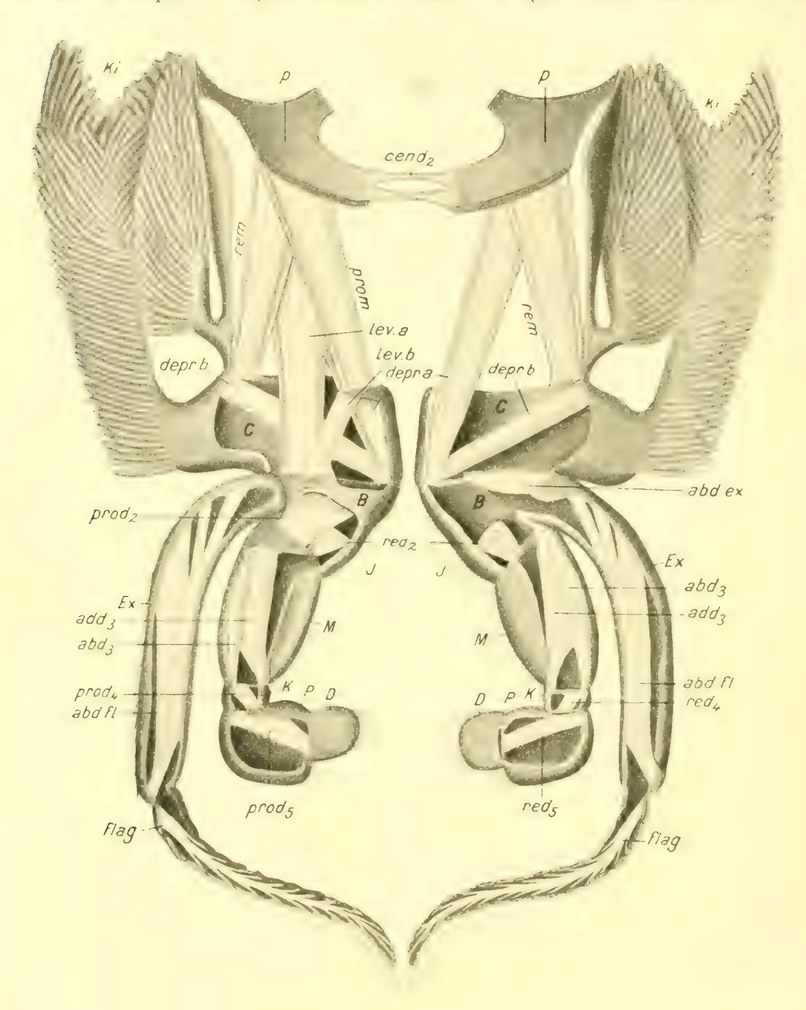


Fig. 19.

Der zweite Kieferfuß von vorn gesehen. Auf der rechten Seite ist die obere Muskellage entfernt. *prom*, M. promotor; *rem*, M. remotor; *lev.a*, Hauptast des M. levator; *lev.b*, Nebenast des M. levator; *depr.a*, Hauptast des M. depressor; *depr.b*, Nebenast des M. depressor; *abd ex*, M. abductor exopoditis; *abd fl*, M. abductor flagelli exopoditis; *flag*, M. flagellaris exopoditis; $prod_2$, M. productor meropoditis; red_2, M. reductor meropoditis; abd_3, M. abductor carpopoditis; add_3, M. adductor carpopoditis; $prod_4$, M. productor propoditis; red_4, M. reductor propoditis; $prod_5$, M. productor dactylopoditis; red_5, M. reductor dactylopoditis; $cend_2$, M. compressor endophragmalis 2; *p*, Paraphragmen; *C*, Coxopodit; *B*, Basipodit; *Ex*, Exopodit; *I*, Ischiopodit; *M*, Meropodit; K, Carpopodit; *P*, Protopodit; *D*, Dactylopodit; *Ki*, Kiemen.

Teilung, ein Verhalten, das uns in den folgenden Extremitäten noch stärker vor Augen treten wird. Der Endopodit besteht aus fünf Gliedern, von denen das erste mit dem Basipodit vollkommen verschmolzen ist und keine Muskulatur aufweist. Der Exopodit ist ganz ähnlich wie bei dem ersten Kieferfuß ausgebildet, ein Muskel zur Bewegung des Epipodits bzw. der Kiemen tritt von jetzt an nicht mehr auf.

Musculus promotor II. pedis maxillaris.
(*prom.* Fig. 19.)

Er entspringt an der Ventralseite der Paraphragmen des ersten und zweiten Thoracalsegmentes (*p* Fig. 19), heftet sich etwas verjüngt mit kurzer, flacher Sehne mediorostral an dem Coxopodit (*C* Fig. 19) an und bewegt diesen nach vorn um eine zur Sagittalebene nach vorn etwas geneigte Achse.

Musculus remotor II. pedis maxillaris.
(*rem.* Fig. 19.)

Derselbe entspringt ebenfalls an der Ventralseite der Paraphragmen dicht hinter dem Promotor und inseriert laterocaudal mit kurzer, flacher Sehne an dem Coxopodit. Er hat etwa dieselbe Gestalt und Größe wie der Promotor, dessen Antagonist er ist.

Musculus levator (a u. b) II. pedis maxillaris.
(*lev.* [*a*, *b*] Fig. 19.)

Der Levator besteht hier wie in den folgenden Extremitäten aus einem Hauptaste (*lev.a* Fig. 19), der im Körper am Endoskelet entspringt, und einem oder zwei kleineren Ästen (*lev.b* Fig. 19), die im Coxopodit entspringen. Der Hauptast (*lev.a* Fig. 19) nimmt seinen Ursprung an der Ventralseite der Paraphragmen dicht hinter dem Remotor und dem medianen Teile des Endosternits des zweiten Thoracalsegmentes. Er heftet sich rostrolateral an dem Basipodit (*B* Fig. 19) an und bewegt diesen nach außen um eine gegen die Transversalebene nach innen ein wenig geneigte Achse. Der hier in Einzahl vorhandene kleinere Ast (*lev.b* Fig. 19) entspringt rostromedial an dem Proximalrande des Coxopodits und vereinigt sich mit dem Hauptaste an dessen Insertionsstelle, indem er ihn in seiner Wirkung unterstützt.

Musculus depressor (a u. b) II. pedis maxillaris.
(*depr.* [*a*, *b*] Fig. 19.)

Für den Depressor gilt dasselbe, was von dem Levator gesagt ist. Auch er hat einen im Körper entspringenden Hauptast (*depr.a* Fig. 19)

und einen kleineren im Coxopodit entspringenden Seitenast (*depr.b* Fig. 19). Der Hauptast (*depr.a* Fig. 19) entspringt zum Teil an der Ventralseite der Paraphragmen dicht hinter dem Hauptaste des Levators, zum Teil an dem lateralen Teile des Endosternits des zweiten Thoracalsegmentes und inseriert mediocaudal mit einer kurzen, flachen Sehne am Basipodit. Der kleinere Ast (*depr.b* Fig. 19), der sich hier mit ihm vereinigt, nimmt lateral an dem Proximalrande des Coxopodits seinen Ursprung und steht zu dem kleineren Aste des Levators in einem Winkel von etwa 90°.

Der Exopodit.

(*Ex.* Fig. 19.)

Die Muskulatur des Exopodits ist entsprechend ausgebildet wie im ersten Kieferfuß. Der Musculus flagellaris exopoditis (*flag.* Fig. 19) zeigt dieselbe Gestalt und Funktion wie dort, während der Musculus abductor flagelli exopoditis (*abd.fl.* Fig. 19) nur dadurch abweicht, daß er lateral im proximalen Abschnitte des Grundgliedes entspringt. Ganz anders stellt sich der Muskel dar, der das Grundglied gegen den Basipodit bewegt.

Musculus abductor exopoditis II. pedis maxillaris.

(*abd.ex* Fig. 19.)

Proximal in der Mitte der Hinterseite des Basipodits entspringend heftet er sich lateral an dem Proximalrande des Grundgliedes ohne Sehne an. Er bewegt dieses nach außen und etwas nach vorn.

Der Endopodit.

Musculus productor meropoditis II. pedis maxillaris.

($prod._2$ Fig. 19.)

Derselbe entspringt proximal an der Hinterseite des verschmolzenen Ischiopodits (*J* Fig. 19) und Basipodits, hat eine abgeplattete Gestalt und inseriert rostrolateral mit kurzer flacher Sehne an dem Meropodit (*M* Fig. 19), den er nach vorn bewegt.

Musculus reductor meropoditis II. pedis maxillaris.

($red._2$ Fig. 19.)

Bedeutend schwächer als der Productor des Meropodits, dem er entgegenwirkt, entspringt er medial an der Vorderseite des Ischiopodits, hat ebenfalls eine flache Gestalt und heftet sich mit ganz kurzer Sehne caudal an dem medialen Abschnitte des Meropodits an.

Musculus abductor carpopoditis II. pedis maxillaris.

($abd._3$ Fig. 19.)

Rostrolateral an dem proximalen Abschnitte des Meropodits seinen Ursprung nehmend inseriert er mit dünner, schmaler Sehne lateral an dem Carpopodit (*K* Fig. 19). Er bewegt diesen nach außen um eine auf der Transversalebene senkrecht stehende Achse und hat eine schmale, abgeplattete Gestalt.

Musculus adductor carpopoditis II. pedis maxillaris.

($add._3$ Fig. 19.)

Er entspringt caudolateral im proximalen Abschnitte des Meropodits hinter seinem Antagonisten, dem Abductor des Carpopodits, den er an Größe übertrifft. Er ist abgeplattet und heftet sich mit flacher, dünner Sehne medial am Carpopodit an.

Musculus productor propoditis II. pedis maxillaris.

($prod._4$ Fig. 19.)

Derselbe ist sehr schwach und kurz, entspringt rostrolateral am Proximalrande des Carpopodits und hat eine abgeplattete Gestalt. Er inseriert mit stark reduzierter Sehne rostromedial an dem Propodit (*P* Fig. 19), den er vorwärts bewegt.

Musculus reductor propoditis II. pedis maxillaris.

($red._4$ Fig. 19.)

Als Antagonist des Productors des Propodits hat er dieselbe Gestalt und Größe wie dieser und unterscheidet sich nur dadurch von ihm, daß er caudolateral entspringt und caudomedial inseriert.

Musculus productor dactylopoditis II. pedis maxillaris.

($prod._5$ Fig. 19.)

Er entspringt rostrolateral im proximalen Ende des Propodits und heftet sich an dem vorderen distalen Abschnitte des Dactylopodits (*D* Fig. 19) an, den er nach vorn bewegt. Er ist stark abgeplattet und weist nur eine sehr kurze Sehne auf.

Musculus reductor dactylopoditis II. pedis maxillaris.

($red._5$ Fig. 19.)

Derselbe ist ebenfalls stark abgeplattet und schwächer als der Productor des Dactylopodits, dem er entgegenwirkt. Er entspringt

caudolateral nahe bei dem proximalen Rande des Propodits und inseriert an der Hinterseite des Dactylopodits etwa in der Mitte mit sehr kleiner Sehne.

3. Der dritte Kieferfuß.

Für ihn gilt dasselbe, das wir schon bei dem zweiten Kieferfuß gesagt haben. Seiner stärkeren Ausbildung entspricht das Auftreten großer, abgeplatteter Chitinsehnen, die besonders bei den Muskeln des Coxopodits und Basipodits in die Augen springen. Der Exopodit tritt gegenüber dem kräftig entwickelten Endopodit stark zurück.

Musculus promotor III. pedis maxillaris.

(*prom.* Fig. 20.)

Ganz entsprechend wie bei dem zweiten Kieferfuße entspringt er an der Ventralseite der Paraphragmen (*p* Fig. 20) sowie an dem dorsalen Abschnitte des rostralen und caudalen Endosternits des dritten Thoracalsegmentes. Er inseriert rostromedial an einer schmalen Sehne des Coxopodits (*C* Fig. 20) und bewegt ihn nach vorn.

Musculus remotor III. pedis maxillaris.

(*rem.* Fig. 20.)

Bedeutend kräftiger entwickelt als der Promotor, dem er entgegenwirkt, entspringt er lateral an der Epimeralplatte (*E* Fig. 20) und zum Teil an der Dorsalseite des Endopleurits. Er heftet sich caudolateral an einer langen Sehne (*rem. s* Fig. 20) des Coxopodits an.

Musculus levator (a, b, c) III. pedis maxillaris.

(*lev.* [*a*, *b*, *c*] Fig. 20.)

Die Verzweigung des Levators ist noch etwas weiter entwickelt, außer dem Hauptaste treten noch zwei Nebenäste auf. Der Hauptast (*lev.a* Fig. 20) entspringt an dem ventralen Teile des Endosternits dicht hinter dem Promotor und inseriert mittels einer schmalen Sehne rostrolateral am Basipodit (*B* Fig. 20). Ebendort heftet sich der sehr kleine mediane Ast (*lev.b* Fig. 20) an, der rostromedial an dem Proximalrande des Coxopodits bei der Insertionsstelle des Promotors entspringt. Der laterale Ast (*lev.c* Fig. 20), der im zweiten Kieferfuß fehlte, ist ziemlich stark entwickelt. Er entspringt in zwei Teilen caudolateral im proximalen Teile des Coxopodits und heftet sich rostrolateral mit einer kurzen, flachen Sehne am Basipodit, lateral von dem Hauptaste, an. Diese Levatoren bewegen den Basipodit um eine gegen die Transversalebene etwas nach innen geneigte Achse nach außen.

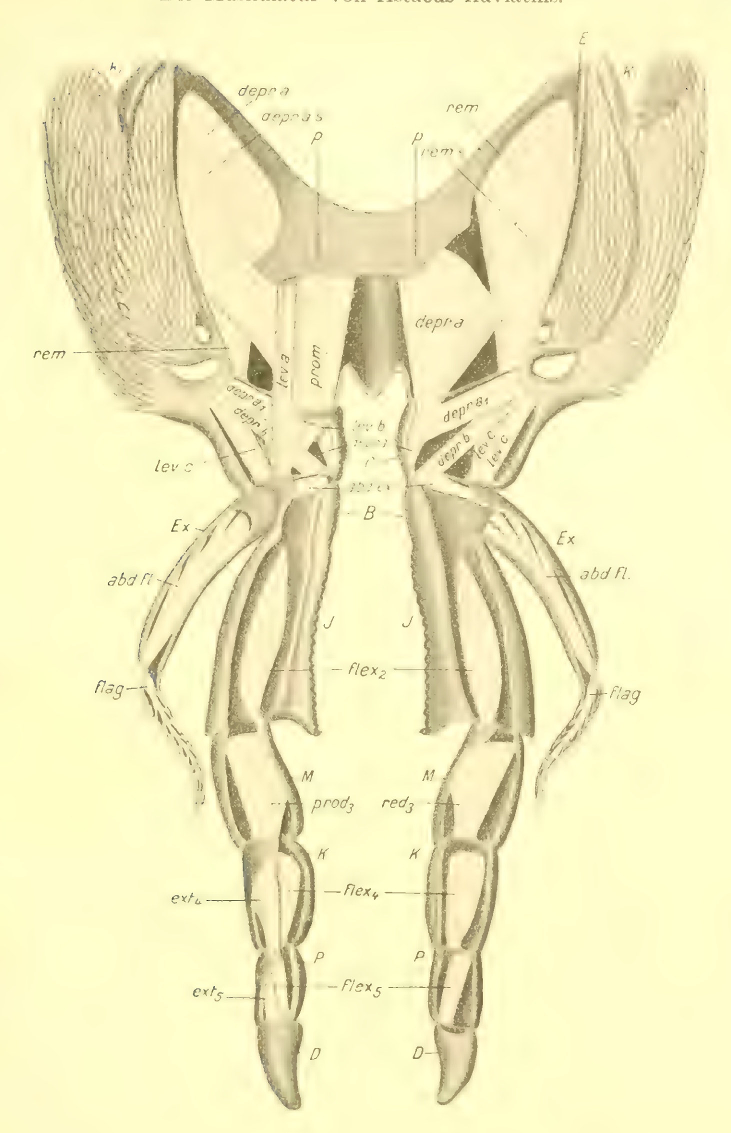


Fig. 20.

Der dritte Kieferfuß von vorn gesehen. Auf der rechten Seite ist die höhere Muskellage und zum Teil der Depressor entfernt, um die tiefere Lage zu zeigen. *prom*, M. promotor; *rem*, M. remotor; *rem s*, Sehne des M. remotor; *lev.a*, Hauptast des Levators; *lev.b*, medianer Nebenast des Levators; *lev.c*, lateraler Nebenast des Levators; *depr.a*, Hauptast des Depressors; $depr.a_1$, im Coxopodit entspringender Teil des Hauptastes; *depr as*, Sehne des Hauptastes des Depressors; *depr b*, Nebenast des Depressors; *abd ex*, M. abductor exopoditis; *abd fl*, M. abductor flagelli exopoditis; *flag*, M. flagellaris exopoditis; $flex_2$, M. flexor meropoditis; $prod_3$ (red_3), M. productor (reductor) carpopoditis; ext_4 ($flex_4$), M. extensor (flexor) propoditis; ext_5 ($flex_5$), M. extensor (flexor) dactylopoditis; *p*, Paraphragmen; *E*, Epimeralplatte; *C*, Coxopodit; *B*, Basipodit; *J*, Ischiopodit; *M*, Meropodit; *K*, Carpopodit; *P*, Propodit; *D*, Dactylopodit; *Ex*, Exopodit; *Ki*, Kiemen.

Musculus depressor (a, b) III. pedis maxillaris.

(*depr.* [*a*, *b*] Fig. 20.)

Der Depressor, der dem Levator entgegenwirkt, ist bedeutend kräftiger als dieser, zeigt jedoch wie im zweiten Kieferfuße nur zwei Äste. Der Hauptast (*depr.a* Fig. 20) entspringt lateral an der Epimeralplatte und an der Dorsalseite des Endopleurits dicht vor dem Remotor, ein Teil seiner Fasern nimmt indessen seinen Ursprung lateral an der Ventralseite der Paraphragmen, wieder ein andrer Teil (*depr.a*$_1$ Fig. 20) entspringt rostrolateral im proximalen Abschnitte des Coxopodits. Einige kurze Fasern entspringen schließlich noch median im Coxopodit und heften sich zusammen mit allen andern Teilen dieses Hauptastes vermittels einer sehr langen kräftigen Sehne (*depr.a s* Fig. 20) mediocaudal an dem Basipodit an. Der schwache Seitenast (*depr.b* Fig. 20) entspringt lateral im proximalen Abschnitte des Coxopodits zwischen dem lateralen Seitenast des Levators (*lev.c* Fig. 20) und einem Teile des Hauptastes des Depressors (*depr.a*$_1$ Fig. 20) und inseriert mittels einer kurzen, flachen Sehne mediocaudal am Basipodit, lateral neben dem Hauptaste.

Die Ausbildung der Muskulatur des Coxopodits und des Basipodits läßt ohne weiteres Schlüsse zu auf die Funktion des dritten Kieferfußes. Am stärksten ausgebildet ist der Depressor. Er bewirkt eine Annäherung der scharfen, kauladenähnlichen Innenränder des mit dem Basipodit verschmolzenen Ischiopodits (*J* Fig. 20). Zwischen diesen Rändern wird die Nahrung festgehalten, der Mandibel zugeführt und auch hier festgepackt. Jetzt tritt der zweitstärkste Muskel, der Remotor, in Tätigkeit. Er bewirkt eine Entfernung des Ischiopodits von der Mandibel und damit eine Zerreißung der Nahrung. Beobachtungen eines Krebses bei der Nahrungsaufnahme werden unsre Schlüsse auf eine Reißfunktion des dritten Kieferfußes bestätigen.

Der Exopodit.

(*Ex* Fig. 20.)

Er ist wie im zweiten Kieferfuße ausgebildet. Weder der Musculus abductor flagelli exopoditis (*abd.fl.* Fig. 20) noch der Musculus flagellaris exopoditis (*flag.* Fig. 20) zeigen eine Abweichung. Der Musculus abductor exopoditis (*abd ex* Fig. 20) weicht allein dadurch ab, daß er etwas verlängert rostromedial am Proximalrande des Basipodits entspringt, im übrigen aber dieselbe Lage und Funktion hat wie der entsprechende Muskel des zweiten Kieferfußes.

Der Endopodit.

Musculus flexor meropoditis III. pedis maxillaris.

($flex._2$ Fig. 20.)

Derselbe entspringt caudal an der proximalen Hälfte des Ischiopodits (*J* Fig. 20) und greift mit langer, schmaler Sehne rostromedial an dem Meropodit (*M* Fig. 20) an. Er bewegt diesen nach innen und nach vorn bzw. oben, während ihm die geringe Elastizität der lateralen Gelenkhaut entgegenwirkt.

Musculus productor carpopoditis III. pedis maxillaris.

($prod._3$ Fig. 20.)

Rostral in dem proximalen Abschnitte des Meropodits entspringend inseriert er mit kurzer Sehne an der Vorderseite des Carpopodits (*K* Fig. 20), den er um eine auf der Sagittalebene senkrecht stehende Achse nach vorn bewegt.

Musculus reductor carpopoditis III. pedis maxillaris.

($red._3$ Fig. 20.)

Er hat genau dieselbe Größe und Gestalt wie sein Antagonist, der Productor des Carpopodits, entspringt caudal in dem proximalen Abschnitte des Meropodits und heftet sich mit kurzer Sehne an der Rückseite des Carpopodits an.

Musculus extensor propoditis III. pedis maxillaris.

($ext._4$ Fig. 20.)

Derselbe nimmt rostrolateral im proximalen Teile des Carpopodits seinen Ursprung und heftet sich mit kurzer Sehne an der Rostralseite des Propodits (*P* Fig. 20) an, den er streckt und dabei von hinten medial nach vorn lateral bewegt.

Musculus flexor propoditis III. pedis maxillaris.

($flex._4$ Fig. 20.)

Als Beuger des Propodits nimmt er eine entgegengesetzte Lage ein wie dessen Strecker, den er etwas an Größe übertrifft. Er entspringt proximal an der Caudalseite des Carpopodits und greift mit kurzer Sehne an der Caudalseite des Propodits an.

Musculus extensor dactylopoditis III. pedis maxillaris.

(ext_5 Fig. 20.)

Die der Bewegung des Dactylopodits (*D* Fig. 20) dienenden Muskeln sind nur sehr klein. Der Strecker entspringt rostrolateral im Proximal-

abschnitte des Propodits und inseriert mit kleiner Sehne an der Rostralseite des Dactylopodits, den er streckt und nach vorn bewegt.

Musculus flexor dactylopoditis III. pedis maxillaris.
(*flex.*$_5$ Fig. 20.)

Etwas kräftiger als der Strecker entspringt er caudolateral im Proximalabschnitte des Propodits und heftet sich mit kurzer Sehne an der Caudalseite des Dactylopodits an. Er beugt diesen gegen den Propodit und bewegt ihn nach innen.

[Auch die Muskeln der beiden letzten Kieferfüße waren SUCKOW zum größten Teile bekannt. Sowohl Promotor und Remotor werden als Beuger und Ausspanner im wesentlichen richtig angegeben. Auffällig ist, daß er die am Basipodit angreifenden Muskeln sämtlich im Coxopodit und nicht im Körper entspringen läßt. Die beiden Äste des Depressors bezeichnet er als Beuger und Ausspanner des zweiten Gliedes, während er von den beiden Ästen des Levators das Grundglied des Exopodits bewegen läßt. Der wirkliche Beweger des Grundgliedes wird nicht angegeben. Zur Bewegung des Flagellums des Exopodits gibt er wie im ersten Kieferfuß zwei Muskeln an, ebenso läßt er den Meropodit des dritten Kieferfußes von zwei Muskeln bewegen.]

4. Die Schreitfüße.

Diese verhalten sich hinsichtlich der Muskulatur des Coxopodits und des Basipodits ganz entsprechend wie der zweite und dritte Kieferfuß. Im Gegensatz zu diesen fehlt ihnen der Exopodit, während der Endopodit desto stärker entwickelt ist. Entsprechend seiner Funktion ist seine Bewegungsfähigkeit in ganz vorzüglicher Weise ausgebildet. Indem dasselbe Prinzip angewandt ist wie bei dem Coxopodit und dem Basipodit, nämlich die Bewegungsachse eines Gliedes senkrecht zu der des vorhergehenden zu stellen, ergänzen sich stets zwei aufeinanderfolgende Gelenke zu einem Kugelgelenk. Dadurch wird eine Mannigfaltigkeit der Bewegungen erlaubt, die besonders bei den vier letzten Thoracalextremitäten erstaunlich ist. Den ersten Schreitfuß, den Scherenfuß, wollen wir zunächst noch außer Acht lassen, da er einige Abweichungen aufweist, die weiter unten noch besprochen werden. Wie bei dem zweiten und dritten Kieferfuße entspringen die Muskeln stets ohne Sehnenbildung, während sie sich andrerseits stets vermittels blattförmiger Sehne an dem Proximalrande des zu bewegenden Gliedes anheften. Als Beispiel für diese Verhältnisse wollen wir zunächst den zweiten Schreitfuß, die fünfte Thoracalextremität betrachten (Fig. 21).

Musculus promotor.

(Suckow: Strecker der Hüfte; Lemoine: fléchisseur; List: Beuger des ersten Gliedes.)

(*prom.* Fig. 1, 7, 21.)

Derselbe ist einfach gestaltet wie im dritten Kieferfuße. Er entspringt an den Paraphragmen (*p* Fig. 21), an dem dorsalen Abschnitte

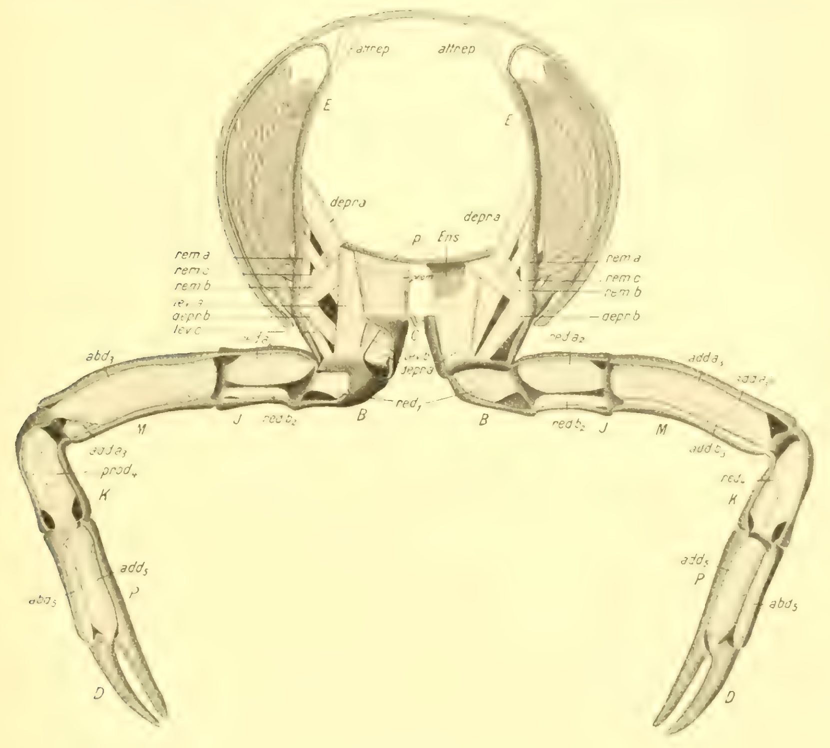


Fig. 21.

Fünftes Thoracalsomit mit Extremität von vorn gesehen. Auf der rechten Seite ist die oberflächliche Muskellage entfernt. *prom*, M. promotor; *rem a*, lateraler Hauptast des M. remotor; *rem b*, vorderer Ast des M. remotor; *rem c*, mittlerer Ast des M. remotor; *lev a*, Hauptast des M. levator; *lev b*, medialer Nebenast des M. levator; *lev c*, lateraler Nebenast des M. levator; *depr a*, Hauptast des M. depressor; *deprb*, Nebenast des M. depressor; red_1, M. reductor ischiopoditis; $red a_2$, M. reductor meropoditis dorsaler Teil; $red b_2$, M. reductor meropoditis ventraler Teil; abd_3, M. abductor carpopoditis; $add a_3$, M. adductor carpopoditis, dorsaler Teil; $add a_3 s$, Sehne des dorsalen Adductors des Carpopodits; $add b_3$, M. adductor carpopoditis, ventraler Teil; $prod_4$, M. productor propoditis; red_4, M. reductor propoditis; add_5, M. adductor dactylopoditis; abd_5, M. abductor dactylopoditis; *attrep.*, M. attractor epimeralis; *E*, Epimeralplatte; *p*, Paraphragmen; *C*, Copoxodit; *B*, Basipodit; *J*, Ischiopodit; *M*, Meropodit; *K*, Carpopodit; *P*, Propodit; *D*, Dactylopodit; *Ens*, Endosternit.

des rostralen und des caudalen Endosternits (*Ens* Fig. 21) des fünften Thoracalsegmentes, sowie lateral mit wenigen Fasern am Grunde der

Epimeralplatte (*prom.* Fig. 1. 2. 7). Mittels einer flachen Sehne (*prom. s* Fig. 1, 7) greift er rostromedial am Coxopodit (*C* Fig. 21) an.

Musculus remotor (a, b, c).

(SUCKOW: Beuger der Hüfte; LEMOINE: extenseur; LIST: Strecker des ersten Gliedes.)

(*rem.* [*a*, *b*, *c*] Fig. 21.)

Er läßt drei Äste erkennen. Der vordere Ast (*rem.b* Fig. 21) entspringt an der Ventralseite der Paraphragmen und heftet sich caudolateral an dem Coxopodit mittels kurzer Sehne an. Der mittlere Ast (*rem.c* Fig. 21) entspringt an dem Endopleurit, etwas lateral und hinter dem vorderen Aste, mit dem er sich am Insertionspunkte vereint. Der größere Hauptast nimmt lateral an der Epimeralplatte (*E* Fig. 21) seinen Ursprung und heftet sich mittels einer langen Sehne caudolateral mit den andern Ästen an.

Musculus levator (a, b, c).

(LEMOINE: fléchisseur; LIST: Beuger des II. Gliedes.)

(*lev.* [*a*, *b*, *c*] Fig. 21.)

Der Levator entspricht in seiner Ausbildung genau demjenigen des dritten Kieferfußes. Der Hauptast (*lev.a* Fig. 21) entspringt lateral an den Paraphragmen und dem mittleren Abschnitte des caudalen Endosternits (*Ens* Fig. 21) dicht hinter dem Promotor und heftet sich mit mäßig langer Sehne rostrolateral an dem Basipodit (*B* Fig. 21) an. Der mediane Ast (*lev.b*) ist sehr schwach und entspringt rostromedial an dem Proximalrande des Coxopodits, um sich bald mit dem Hauptaste an der Insertionsstelle zu vereinigen. Der laterale Ast (*lev.c* Fig. 21) entspringt caudolateral am Proximalrande des Coxopodits, ist hier nicht geteilt und greift neben dem Hauptaste mittels einer ganz kurzen Sehne rostrolateral am Basipodit an. Er dient zur Hebung des Beines.

Musculus depressor (a, b).

(LEMOINE: extenseur; LIST: Strecker des II. Gliedes.)

(*depr.* [*a*, *b*] Fig. 21.)

Der Hauptast des Depressors (*depr.* Fig. 2, 7, *depr.a* Fig. 21) läßt zwei Teile erkennen. Der vordere, mediane Teil entspringt an dem ventralen Teile des Endosternits (*Ens* Fig. 21) und lateral an der Ventralseite der Paraphragmen. Der laterale, hintere Teil des Hauptastes (*depr.a* Fig. 21) entspringt lateral an der Epimeralplatte, zieht zwischen dem vorderen (*rem.b* Fig. 21) und dem mittleren Aste des Remotors (*rem.c* Fig. 21) hindurch, um zusammen mit dem vorderen, medialen

Teile mittels einer langen Sehne caudomedial am Basipodit anzugreifen. Der kleinere Nebenast (*depr.b* Fig. 21) entspringt caudolateral am Proximalrande des Coxopodits vor dem lateralen Nebenaste des Levators (*lev.c* Fig. 21) und heftet sich caudal neben dem Hauptaste mittels ganz kurzer Sehne am Basipodit an. Der Depressor ist der stärkste Muskel des Coxopodits und des Basipodits, drückt den Endopodit nach unten und bewirkt dadurch eine Hebung des auf dem Endopodit lastenden Körpers.

Wie im zweiten und dritten Kieferfuße läßt SUCKOW sowohl den Levator wie den Depressor im Coxopodit entspringen, gibt beide als ungeteilte Muskeln an und bezeichnet sie als Strecker und Beuger des Oberarmes (des ersten Scherenfußes).

Musculus reductor ischiopoditis.

[LIST: Strecker des III. Gliedes.]

(*red.*$_1$ Fig. 21.)

Derselbe entspringt in der proximalen Hälfte des Basipodits zu beiden Seiten und inseriert dorsocaudal an dem Ischiopodit (*J* Fig. 21) mittels einer in der Transversalebene abgeflachten Sehne. Er bewegt das Glied um eine in der Transversalebene liegende Achse nach hinten.

Musculus reductor (a, b) meropoditis.

[LIST: Strecker des IV. Gliedes.]

(*red.* $[a, b]_2$ Fig. 21.)

Dieser Muskel läßt einen größeren dorsalen und einen kleinen ventralen Teil erkennen. Der dorsale Teil (*red.a*$_2$ Fig. 21) entspringt dorsal zu beiden Seiten des Ischiopodits und nimmt distal etwa $^2/_3$ des ganzen Gliedes ein. Vermittels einer in der Transversalebene abgeplatteten Sehne heftet er sich an der Rückseite des Meropodits (*M* Fig. 21) dorsal an. Der bedeutend schwächere ventrale Teil entspringt ventral im proximalen Abschnitte des Ischiopodits und inseriert mittels einer kurzen, schmalen Sehne ventral an der Rückseite des Meropodits. Beide Muskeln bewegen das Glied nach hinten um eine in der Transversalebene liegende Achse.

Die Muskeln dieser beiden ersten Glieder des Endopodits, des Ischio- und des Meropodits, fallen dadurch auf, daß sie beide Glieder in derselben Ebene bewegen. Das Prinzip, wonach die Achsen zweier aufeinander folgenden Glieder aufeinander senkrecht stehen, wird also hier durchbrochen. Diese Muskeln sind aber auch noch dadurch ausgezeichnet, daß ihnen weder ein besonderer Muskel noch eine elastische Gelenkhaut entgegenwirkt. Im allgemeinen liegt das Coxopodit nicht

in der Transversalebene, wie es in Fig. 21 dargestellt ist, sondern wird meistens nach vorn geschoben. Dadurch kommt die Vorderseite der ersten beiden Endopoditglieder etwas nach oben zu stehen. Ihre Gelenke werden infolgedessen durch das Gewicht des auf ihnen lastenden Körpers eingeknickt, eine Bewegung, die der durch die Reductoren der beiden ersten Endopoditglieder bedingten Wirkung entgegengesetzt ist.

[Sowohl Suckow wie Lemoine erwähnen zwei zur Bewegung des Meropodits dienende Muskeln, die sich einander entgegenwirken. Lemoine bezeichnet sie als extenseur und fléchisseur, Suckow als Beuger und Strecker des Oberarmes. Zwei sich entgegenwirkende Muskeln sind aber mit Bestimmtheit nicht vorhanden, vielmehr wirken beide als Remotoren bzw. Strecker.]

Musculus abductor carpopoditis.

[Suckow: Strecker der Handwurzel; List: Strecker des V. Gliedes.]

(*abd.*$_3$ Fig. 21.)

Er entspringt mit sehr großer Fläche an der Vorderseite des Meropodits und läßt distal nur einen kleinen Raum frei. Mittels einer in der Horizontalebene ausgebreiteten, das ganze Meropodit durchziehenden Sehne heftet er sich dorsal am Carpopodit (*K* Fig. 21) an. Er bewirkt eine Hebung bzw. Streckung des Carpopodits.

Musculus adductor (a, b) carpopoditis.

[*add.a* = Beuger nach List und Suckow.]

(*add.* [*a*, *b*]$_3$ Fig. 21.)

Der Adductor des Carpopodits läßt einen schwachen, langen, ventralen Ast und einen starken dorsalen Ast erkennen, der dem Abductor des Carpopodits entgegenwirkt und ihm an Größe gleichkommt. Der dorsale Teil (*add.a*$_3$ Fig. 21) entspringt an der Hinterseite des Meropodits und läßt auch hier nur distal und ventral einen kleinen Raum frei. Mit langer, in der Horizontalebene ausgebreiteter Sehne (*add.a*$_3$*.s* Fig. 21) inseriert er ventrocaudal an dem Carpopodit. Der ventrale Muskel nimmt an der ganzen Ventralseite des Meropodits seinen Ursprung und heftet sich mit sehr dünner, langer Sehne ventral neben dem dorsalen Muskel an.

Musculus productor propoditis.

[List: Beuger des VI. Gliedes; Suckow: Beweger der Hand.]

(*prod.*$_4$ Fig. 21.)

Derselbe nimmt bei seinem Ursprunge die ganze Vorderseite des Carpopodits mit Ausnahme eines kleinen distalen Platzes ein und greift

mit ebenfalls in der Längsrichtung des Tieres abgeplatteter Sehne rostral in der Mitte des Propodits (*P* Fig. 21) an, den er nach vorn bewegt.

Musculus reductor propoditis.

[List: Strecker des VI. Gliedes; Suckow: Beweger der Hand.]

(*red.*$_4$ Fig. 21.)

Er wirkt dem Productor des Propodits entgegen und hat eine diesem genau entsprechende Lage und Gestalt. Er entspringt mit großer Fläche an der Caudalseite des Carpopodits und heftet sich mittels einer in der Längsrichtung abgeplatteten Sehne caudal an dem Propodit an.

Musculus abductor dactylopoditis.

[List: Strecker des VII. Gliedes; Suckow: Beweger des Daumens.]

(*abd.*$_5$ Fig. 21.)

Er entspringt an der Rostral- wie Caudalseite des Propodits in der ganzen Länge des der Medianen abgewandten Skeletteiles. Mit dünner, in der Transversalebene ausgebreiteter Sehne inseriert er lateral an dem Dactylopodit, den er nach außen bewegt. Ist durch einen distalen Fortsatz des Propodits eine Schere gebildet (Fig. 21), so dient er als Öffner der Schere.

Musculus adductor dactylopoditis.

[List: Beuger des VII. Gliedes; Suckow: Beweger des Daumens.]

(*add.*$_5$ Fig. 21.)

Bedeutend kräftiger entwickelt als der Abductor des Dactylopodits, dem er entgegenwirkt, entspringt auch er zu beiden Seiten des Propodits. Er nimmt den ganzen übrigen Raum ein, den dieser im Propodit freigelassen hat, mit Ausnahme des distalen Endes und, falls eine Scherenbildung stattgefunden hat, des Scherenfortsatzes des Propodits. In letzterem Falle stellt er den Schließmuskel dar.

Wie im zweiten Gehfuß, sind auch in den anderen Schreitbeinen dieselben Muskeln in ganz entsprechender Form und Lage ausgebildet. In den beiden letzten Thoracalextremitäten sind keine Scheren mehr entwickelt. In der Muskulatur drückt sich dieser Mangel nur in der etwas schwächeren Ausbildung des vorher als Scherenschließmuskel fungierenden Adductors des Dactylopodits aus. Bei dem ersten Scherenfuß ist der Ischiopodit mit dem Basipodit verschmolzen. Infolgedessen fehlt der beide verbindende Reductor des Ischiopodits. Die Muskeln des ersten Schreitfußes, die in der Hauptsache nur durch ihre Größe

von denen des zweiten abweichen, haben eine geringe Funktionsänderung erfahren. Dadurch, daß hier nicht mehr die Achsen zweier aufeinander folgenden Glieder aufeinander senkrecht stehen, werden auch die einzelnen Glieder in etwas veränderter Richtung bewegt. Der Productor des Propodits (*prod.*$_4$ Fig. 21) wäre hier (*prod.*$_4^{\times}$ Fig. 22) viel besser als Abductor zu bezeichnen. Im letzten Gliede ist schließlich die Drehung so weit fortgeschritten, daß die beiden Muskeln des Dactylopodits ihre Lage vertauscht zu haben scheinen. Der Schließmuskel liegt hier lateral (*add.*$_5^{\times}$ Fig. 22), während er im zweiten Schreitfuße (*add.*$_5$ Fig. 21) eine mediale Lage einnimmt. Nichtsdestoweniger sind es genau die entsprechenden Muskeln. (Bei *Homarus* sind in der großen Schere ebenfalls nur zwei Muskeln vorhanden, die genau entsprechende Lage und Gestalt haben.)

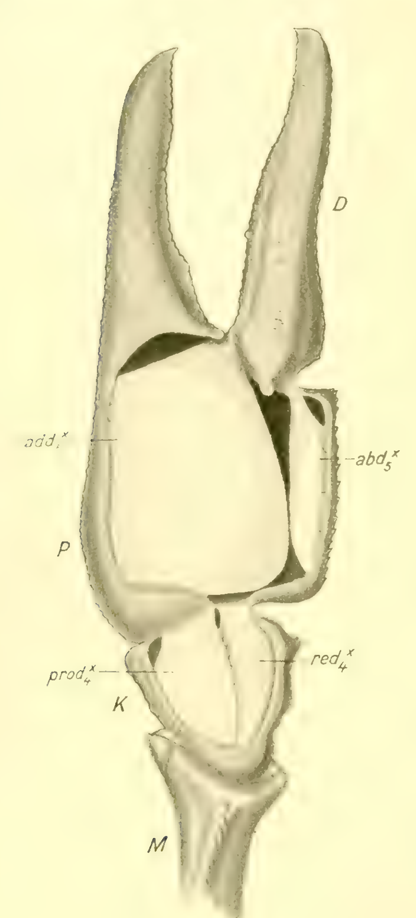


Fig. 22.

Linke große Schere, geöffnet, dorsal gesehen. *prod*$_4^{\times}$, M. productor propoditis; *red*$_4^{\times}$, M. reductor propoditis; *abd*$_5^{\times}$, M. abductor dactylopoditis; *add*$_5^{\times}$, M. adductor dactylopoditis; *M*, Meropodit; *K*, Carpopodit; *P*, Propodit; *D*, Dactylopodit.

III. Das Abdomen.

1. Erstes bis fünftes Pleopodenpaar.

Die ersten fünf Abdominalextremitäten weisen einen sehr übereinstimmenden Bau auf, den wir zunächst an der dritten Abdominalextremität (Fig. 23) kennen lernen wollen.

Musculus remotor III. pedis spurii.

(*rem.* Fig. 23.)

Er entspringt lateral am Tergum des dritten Abdominalsomits mit breiter Fläche und inseriert sich etwas verjüngend an dem caudalen Proximalrande des Coxopodits (*C* Fig. 23). Da dieser einen rostral offenen Halbring darstellt, ist der Remotor der einzige Muskel, der

ihn mit dem Körper verbindet und um eine Transversalachse nach hinten bewegt.

Musculus rotator dorsalis basipoditis III. pedis spurii.
(*rot.d* Fig. 23.)

Derselbe nimmt ebenfalls lateral am Tergum vor dem Remotor mit breiter Fläche seinen Ursprung und heftet sich rostral an dem Proximalrande des Basipodits (*B* Fig. 23) an. Er erreicht dieselbe Größe wie der Remotor und bewegt den Basipodit nach vorn außen.

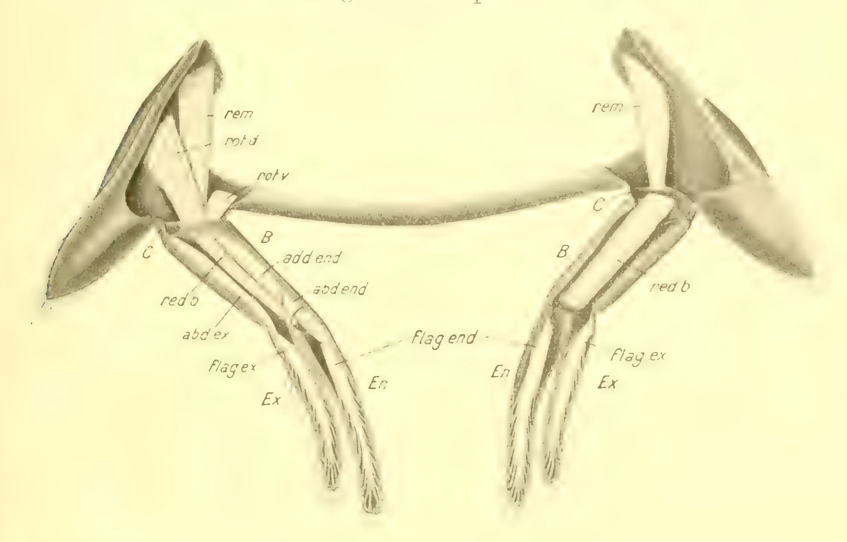


Fig. 23.

Dritte Abdominalextremität von vorn gesehen. Auf der rechten Seite ist die obere Muskellage entfernt. *rem*, M. remotor; *rot d*, M. rotator dorsalis; *rot v*, M. rotator ventralis; *red b*, M. reductor basipoditis; *add end*, M. adductor endopoditis; *abd end*, M. abductor endopoditis; *abd ex*, M. abductor exopoditis; *flag end*, M. flagellaris endopoditis; *flag ex*, M. flagellaris exopoditis; *C*, Coxopodit; *B*, Basipodit; *En*, Endopodit; *Ex*, Exopodit.

Musculus rotator ventralis basipoditis III. pedis spurii.
(*rot.v* Fig. 23.)

Mediocaudal am Sternum ohne Sehnenbildung entspringend heftet er sich rostromedial ebenfalls ohne Sehne neben dem dorsalen Rotator an. Er ist bedeutend schwächer als dieser und bewegt den Basipodit nach vorn innen.

Bei gleichzeitiger Kontraktion der beiden Rotatoren wird eine Bewegung des Basipodits ausgelöst, die der durch den Remotor bedingten Bewegung des Coxopodits und damit auch des Basipodits entgegengesetzt verläuft. Dieser kann sich demnach sowohl in

der Sagittalebene wie in der Transversalebene bewegen und daher rotieren.

Musculus reductor basipoditis III. pedis spurii.

(*red.b* Fig. 23.)

Er entspringt caudal am Coxopodit nahe bei der Insertionsstelle des Remotors, durchzieht den ganzen Basipodit und heftet sich an dessen distalem Ende an der Caudalseite an. Eine Sehnenbildung findet nicht statt. Er bewegt den Basipodit nach hinten, ist der stärkste in ihm verlaufende Muskel und bildet neben dem Remotor den Antagonisten der beiden Rotatoren des Basipodits.

Musculus adductor endopoditis III. pedis spurii.

(*add.end.* Fig. 23.)

Rostromedial am Proximalende des Basipodits entspringend heftet er sich ohne jegliche Sehnenbildung rostromedial im proximalen Abschnitte des Endopodits (*En* Fig. 23) an. Er bewegt das Grundglied des Endopodits nach innen.

Musculus abductor endopoditis III. pedis spurii.

(*abd.end.* Fig. 23.)

Derselbe wirkt dem Adductor des Endopodits entgegen, ist aber bedeutend schwächer als er. Nur wenige Fasern stark entspringt er medial im distalen Drittel des Basipodits und steht mit einer dünnen Sehne lateral mit dem Grundgliede des Endopodits in Verbindung.

Endopodit und Exopodit (*Ex* Fig. 23) sind dicht aneinandergelagert, so daß durch eine Bewegung des einen auch die des andern ausgelöst wird. Wir wollen daher zunächst die Muskulatur des Exopodits betrachten.

Musculus abductor exopoditis III. pedis spurii.

(*abd.end.* Fig. 23.)

Derselbe nimmt lateral im proximalen Ende des Basipodits seinen Ursprung, zeigt keinerlei Sehnenbildung und heftet sich lateral in dem kurzen Grundgliede des Exopodits an. Er bewegt das Exopodit und mit ihm das Endopodit nach außen und stellt daher den Antagonisten des Adductors des Endopodits dar, den er indessen nicht an Größe erreicht.

Musculus flagellaris endopoditis III. pedis spurii.

(*flag.end.* Fig. 23.)

Medial im proximalen Abschnitte des Grundgliedes des Endopodits entspringend, dicht neben der Insertionsstelle des Adductors des Endo-

podits, durchzieht er diesen fast bis zu dessen Ende und gibt dabei viele Fasern ab, die sich an den einzelnen Ringen der Endopoditgeißel anheften. Er erlaubt eine Krümmung der Geißel in verschiedener Richtung.

Musculus flagellaris exopoditis III. pedis spurii.

(*flag.ex.* Fig. 23.)

Genau so gestaltet wie der Flagellarmuskel des Endopodits entspringt er lateral in dem kurzen Grundgliede des Exopodits und heftet sich mittels dünner Fasern an den Gliedern der Geißel an. Er ist morphologisch nicht gleichwertig mit dem Flagellarmuskel des Exopodits, den wir bei den Kieferfüßen vorfinden, vielmehr schließt er auch noch den die Geißel als solche gegen das Grundglied bewegenden Muskel, den M. flagelli exopoditis der Kieferfüße in sich ein.

[SUCKOW gibt zur Bewegung des Grundgliedes der Abdominalanhänge zwei Muskeln, einen Beuger und einen Ausspanner an und sagt, »alle andern Glieder verhalten sich wie diejenigen der Palpen« (des zweiten und dritten Kieferfußes). Er nimmt demnach für jedes Glied einen Beuger und einen Strecker an.]

Das dritte bis fünfte Pleopodenpaar ist hinsichtlich seiner Muskulatur vollkommen gleichgebaut, ebenso die zweite Abdominalextremität des Weibchens, wie schon äußerlich aus der gleichen Gestalt hervorgeht. Auch das zweite männliche Pleopodenpaar, der Hilfspenis, schließt sich eng an den Bau der folgenden Extremitäten an. Bei ihm ist das Grundglied des Endopodits stark vergrößert, ohne indessen eine Änderung in der Anordnung der Muskulatur hervorzurufen. Nur der Unterschied fällt in die Augen, daß die von dem Körper nach dem Hilfspenis ziehenden Muskeln, besonders der M. rotator ventralis bedeutend verstärkt sind. Anders scheint es sich auf den ersten Blick mit der ersten männlichen Extremität zu verhalten. Haben wir doch in ihr nur ein einziges, starres Glied vor uns. Dementsprechend sind auch nur die drei das Glied gegen den Körper bewegenden Muskeln, bedeutend verstärkt, ausgeprägt. Der Remotor (*rem.* Fig. 24) hat noch einen kleineren medianen Ast abgespalten, der an der Caudalseite entspringt und sich mit dem cylinderförmigen Hauptaste an dem caudalen Proximalrande des Protopodits, der Insertionsstelle, vereinigt. Der dorsale Rotator und der ventrale Rotator (*rot.d*, *rot.v* Fig. 24) zeigen hinsichtlich ihrer Lage nichts Besonderes, nur kann man bemerken, daß der ventrale Rotator (*rot.v* Fig. 24) noch mehr verstärkt ist als der dorsale. Der erste abdominale Anhang des Weibchens hat eine sehr

reduzierte Muskulatur. Sowohl der Remotor wie der dorsale Rotator läßt sich indessen bei gut ausgebildeter Extremität stets auffinden, während der Nachweis des ventralen Rotators auf große Schwierigkeiten stößt. In dem geißelförmigen Anhange selbst ist keine Muskulatur ausgebildet.

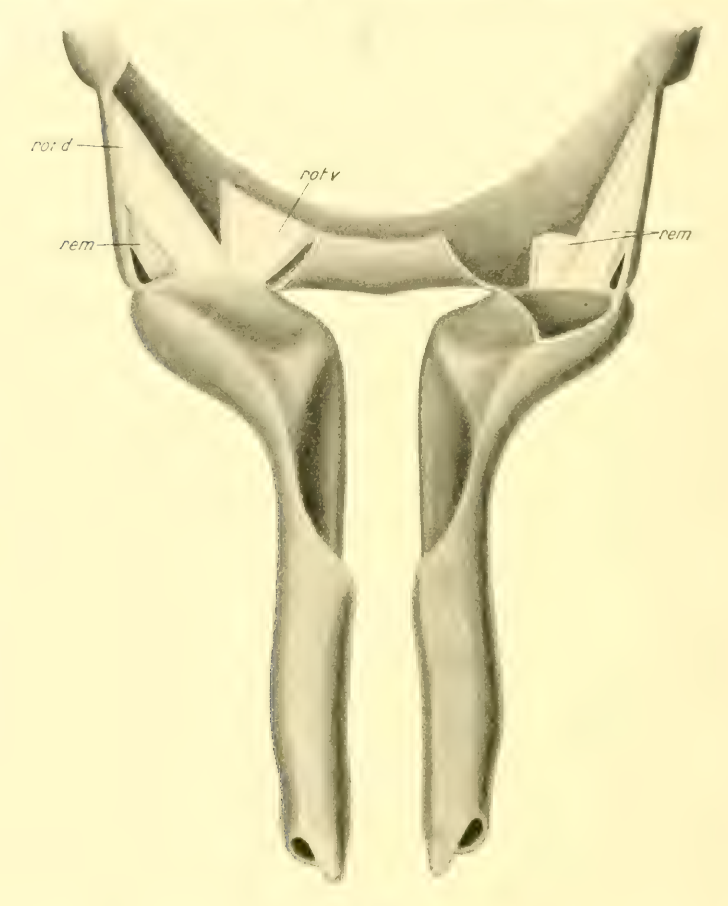


Fig. 24.

Erste männliche Abdominalextremität. *rem*, M. remotor; *rot d*, M. rotator dorsalis auf der rechten Seite entfernt; *rotv*, M. rotator ventralis, auf der rechten Seite entfernt.

2. Die Uropoden.

Schon äußerlich fallen zwar die Uropoden dadurch auf, daß der Exopodit den Endopodit an Größe überragt, scheinen jedoch im übrigen ganz normal als Spaltfuß entwickelt zu sein. Betrachten wir uns aber die Muskulatur, so finden wir eine derart komplizierte Anordnung, daß wir sie nicht auf unser Schema zurückführen können. Der Proto-

podit, entstanden aus der Verschmelzung von Coxopodit und Basipodit, sitzt am Körper nicht in einem festen Angelgelenk, sondern ist mit ihm wie bei den übrigen Abdominalextremitäten durch einen dünnen Chitinring verbunden, der ihm rotierende Bewegungen erlaubt. Dasselbe gilt für die Gelenke des Endo- und Exopodits. Zunächst scheinen die drei Hauptmuskeln, die den Protopodit mit dem Körper verbinden, ebenso wie bei den anderen Abdominalextremitäten wieder aufzutreten.

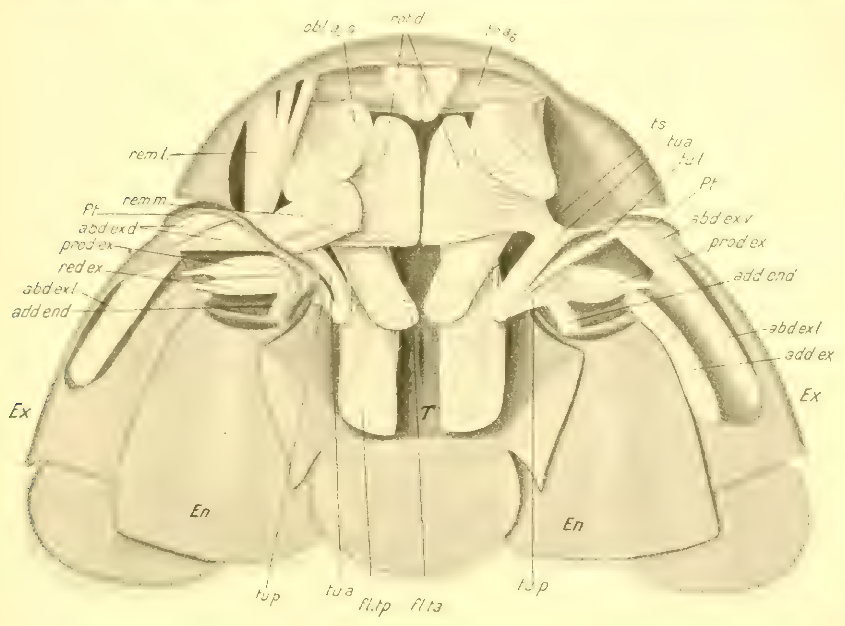


Fig. 25.

Die Uropoden, dorsal gesehen. Auf der rechten Seite ist die obere Muskellage entfernt. *reml*, M. remotor lateralis; *remm*, M. remotor medialis; *rotd*, M. rotator dorsalis protopoditis; *tua*, M. telso-uropedalis anterior; *tul*, M. telso-uropedalis lateralis; *tup*, M. telso-uropedalis posterior; *ts*, medialer Ast der Sehne des letzten Schrägmuskels; *abdexd*, M. abductor exopoditis dorsalis; *abdexv*, M. abductor exopoditis ventralis; *abdexl*, M. abductor exopoditis lateralis; *prodex*, M. productor exopoditis; *redex*, M. reductor exopoditis; *addex*, M. adductor exopoditis; *addend*, M. adductor endopoditis; *obl.a₅s*, Insertionsfläche des M. obliquus anterior 5; *tra₆*, M. transversus abdominis 6; *flta*, M. flexor telsonos anterior; *fltp*, M. flexor telsonos posterior; *Pt*, Protopodit; *Ex*, Exopodit; *En*, Endopodit; *T*, Telson.

Musculus remotor lateralis protopoditis uropodos.

(*rem.l* Fig. 25, 26.)

Er entspringt dorsolateral in der Nähe des Vorderrandes des sechsten Abdominalsegmentes, läßt häufig eine geringe Aufteilung erkennen und inseriert dorsolateral an dem Proximalrande des Protopodits (*Pt* Fig. 25, 26) mittels einer kurzen, flachen Sehne. Wenn man die Drehung der Uro-

poden in die Horizontalebene in Betracht zieht, so entspricht er seiner Lage nach dem Remotor der übrigen Abdominalextremitäten und hat auch dieselbe Funktion.

Musculus remotor medialis protopoditis uropodos.

(*rem.m* Fig. 25, 26.)

Dorsomedial in der Nähe des Caudalrandes des sechsten Abdominalsomits ohne Sehne entspringend heftet er sich dorsal, medial von dem lateralen Remotor und zum Teil an derselben Sehne an dem Proximalrande des Protopodits an. Er bewegt ihn nach außen und etwas dorsal bzw. nach hinten und hat demnach die Funktion eines Abductors. Da er indessen an derselben Sehne, wie der laterale Remotor, inseriert, wird man ihn nichtsdestoweniger als einen Ast des Remotors auffassen und bezeichnen dürfen. Er ist kräftiger als der laterale Remotor entwickelt und läßt zwei dicht aufeinanderliegende Blätter erkennen, von denen das dorsale das schwächere ist.

Bevor wir in der Beschreibung der Uropodenmuskulatur weitergehen, wollen wir uns noch einmal kurz den Bau der hinteren, ventralen Stammesmuskulatur vergegenwärtigen. Der letzte M. obliquus anterior ($obl.a_7$ Fig. 26) läuft in eine dünne Sehne aus ($obl.a_7\ s$ Fig. 26), die in den Protopodit der Uropoden eindringend medioventral sich anheftet ($obl.a_7\ i$ Fig. 26). Von dieser Sehne entspringen dann die beiden Aftermuskeln (*can*, *dan* Fig. 26) und die beiden Beuger des Telsons (*fl ta*, *fl tp* Fig. 25,26). Mit der Sehne des letzten Schrägmuskels steht auch die Uropodenmuskulatur in innigem Zusammenhang.

Musculus rotator dorsalis protopoditis uropodos.

(*rot.d* Fig. 25, 26.)

Derselbe entspringt mediodorsal im caudalen Abschnitte des sechsten Abdominalsomits mit langer, schmaler Fläche. Er hat eine blattförmig abgeplattete Gestalt und heftet sich stark verjüngt zum Teil mittels einer kurzen, flachen Sehne ventromedial am Proximalrande des Protopodits an, während der mediale Teil seiner Fasern eine innige Verbindung mit der Sehne des letzten Schrägmuskels ($obl.a_7\ s$ Fig. 26) eingeht. Er bewirkt eine Bewegung der Uropoden ventral bzw. nach vorn und nach innen.

Musculus rotator ventralis protopoditis uropodos.

(*rot.v* Fig. 26.)

Ventromedial an der Gelenkhaut in der Nähe des Sternums des fünften Abdominalsegmentes ohne Sehne entspringend nimmt er eine

stark abgeplattete Gestalt an und läuft in eine dünne, breite Sehne aus, die mit der des letzten Schrägmuskels kurz vor ihrem Eintritt in den Protopodit verschmilzt. Diesen bewegt er ventral bzw. nach vorn und nach innen. Auffällig an ihm ist die Tatsache, daß er nicht im Sternum des sechsten Segmentes, sondern an der Gelenkhaut entspringt, nahe bei der Ursprungsstelle des letzten ventralen Superficialmuskels, einer Stelle demnach, die wir zum fünften Segment zu rechnen geneigt waren.

Konnten wir diese Muskeln immerhin noch mit denen der übrigen Abdominalextremitäten vergleichen, so werden uns jetzt eine Reihe von Muskeln entgegentreten, die in ihrer Ausbildung vollkommen allein stehen.

Musculus telso-uropedalis anterior.

(*tu a* Fig. 25.)

Er entspringt dorsolateral in der Nähe des Vorderrandes des Telsons (*T* Fig. 25,26) ohne Sehne, besitzt eine cylindrische Gestalt und inseriert ventromedial am Proximalrande des Protopodits an der Insertionsstelle des dorsalen Rotators. Er stellt demnach eine Verbindung des Telsons mit dem Protopodit her, das er nach außen ventral bewegt.

Musculus telso-uropedalis lateralis.

(*tu l* Fig. 25.)

Derselbe entspringt ebenfalls dorsolateral im Telson an der Ursprungsstelle des M. telso-uropedalis anterior mit sehr dünner Sehne und besteht nur aus wenigen Fasern. Er zieht in den Protopodit herein und heftet sich hier dorsolateral an der Rostralseite ohne Sehnenbildung an.

Musculus telso-uropedalis posterior.

(*tu p* Fig. 25, 26.)

Er ist der kräftigste Muskel, der dorsolateral im Telson mit den beiden ebenbeschriebenen entspringt. Mit einer kurzen, kräftigen Sehne hier ansitzend zieht auch er in das Innere des Protopodits herein, wo er dorsomedial mit breiter Fläche sich anheftet. Er bewegt das distale Ende des Protopodits gegen das Telson ventral bzw. nach vorn. Die Uropoden bilden infolgedessen zusammen mit dem Telson eine ventral konkave Fläche, die bei der Ruderbewegung von großem Nutzen ist.

Die drei das Telson mit den Uropoden verbindenden Muskeln sind an ihrer Ursprungsstelle fest miteinander verschmolzen, und diese Stelle

steht mit der Sehne des letzten Schrägmuskels durch ein dünnes sehniges Band (*ts* Fig. 25) in Verbindung.

[Alle diese am Protopodit angreifenden Muskeln treten in genau derselben Lage und Stärke bei *Homarus vulg.* auf, in einer solchen Übereinstimmung, daß sich ein weiteres Eingehen hierauf erübrigt. Erwähnt sei nur noch, daß auch das sehnige Band (*ts* Fig. 25), das die

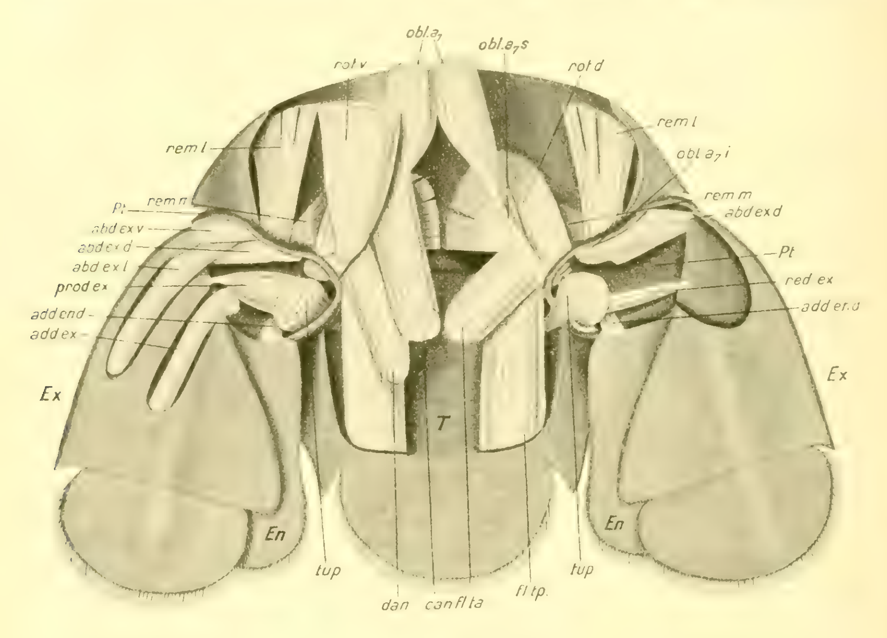


Fig. 26.

Die Uropoden, ventral gesehen. Auf der rechten Seite ist die obere Muskellage entfernt. *reml*, M. remotor lateralis; *remm*, M. remotor medialis; *rotd*, M. rotator dorsalis protopoditis; *rotv*, M. rotator ventralis protopoditis; *tup.*, M. telso-uropedalis posterior; *abdexd*, M. abductor exopoditis dorsalis; *abdexv*, M. abductor exopoditis ventralis; *abdexl*, M. abductor exopoditis lateralis; *add ex*, M. adductor exopoditis; *prodex*, M. productor exopoditis; *redex*, M. reductor exopoditis; *addend*, M. adductor endopoditis; *obl.*a_7, M. obliquus anterior 7; *obl.*a_7*s*, Sehne des M. obliquus anterior 7; *obl.*a_7*i*, Insertionsstelle des M. obliquus anterior 7; *fl.ta*, M. flexor telsonos anterior; *fl.tp*, M. flexor telsonos posterior; *can*, M. compressor ani; *dan*, M. dilatator ani; *T*, Telson; *Pt*, Protopodit; *En*, Endopodit; *Ex*, Exopodit.

Ursprungsstelle der im Telson entspringenden Muskeln mit der Sehne des letzten Schrägmuskels verbindet, in gleicher Weise vorhanden ist.

Die Anordnung dieser Muskeln gibt uns Gelegenheit, eine Betrachtung über die Natur des Telsons hier anzuschließen. Zwei Ansichten stehen sich gegenüber; die eine wird von HUXLEY vertreten, der das Telson nicht als ein siebentes Abdominalsegment, vielmehr als einen un-

paaren Anhang des sechsten Segmentes betrachtet. Er setzt sich damit in Gegensatz zu der von MILNE EDWARDS aufgestellten Hypothese, daß das Telson ein zwar rückgebildetes, aber echtes Abdominalsegment sei. Auf Grund der starken Ausbildung des Telsons fand diese Ansicht eine fast allgemeine Anerkennung.

Wie wir schon in unsern einleitenden Betrachtungen gesehen haben, ist die Extremitätenmuskulatur segmental angeordnet, das heißt, sie beschränkt sich stets auf ein einziges Segment. Wenn wir daher jetzt sehen, daß die Muskulatur der Uropoden nicht nur in dem sog. sechsten Abdominalsomite, sondern auch im Telson seinen Ursprung nimmt, so müssen wir zweifellos zu der Ansicht HUXLEYS kommen, daß das Telson nicht als selbständiges siebentes Segment, sondern nur als ein beweglicher Teil des sechsten Segmentes zu werten ist. Hingewiesen sei auch noch darauf, daß die Ausbildung der Stammesmuskulatur uns diesen Gedanken ebenfalls nahe gebracht hat.]

Musculus abductor exopoditis dorsalis uropodos.

(*abd.ex.d* Fig. 25, 26.)

Derselbe besteht aus einem kurzen, dünnen Teile, der dorsolateral an der Rostralseite des Protopodits entspringt, und einem größeren, ventral von ihm gelegenen Aste, der rostrodorsal im proximalen Teile des Protopodits seinen Ursprung nimmt. Beide Blätter weisen keinerlei Sehnenbildung auf und inserieren dorsolateral an dem Proximalrande des Exopodits (*Ex* Fig. 25, 26), den sie nach außen bewegen, d. h., sie bewirken eine Ausbreitung des Schwanzfächers.

Musculus abductor exopoditis ventralis uropodos.

(*abd.ex.v* Fig. 25, 26.)

Dem kleinen Aste des dorsalen Abductors des Exopodits in Größe und Gestalt gleich entspringt er ventrolateral an der Rostralseite des Protopodits und heftet sich ventrolateral an dem Proximalrande des Exopodits an, den dorsalen Abductor in seiner Wirkung unterstützend.

Musculus abductor exopoditis lateralis uropodos.

(*abd.ex.l* Fig. 25, 26.)

Er entspringt lateral an der Rostralseite des Protopodits, zieht zwischen den dorsalen und ventralen Abductoren, denen er in seiner Funktion gleichkommt, hindurch bis weit in das Innere des Exopodits, wo er sich lateral in der distalen Hälfte des ersten Gliedes anheftet.

Musculus adductor exopoditis uropodos.

(*add.ex* Fig. 25, 26.)

In seiner Gestalt ähnlich, aber kürzer als der laterale Abductor entspringt er ventrocaudal im proximalen Ende des Protopodits und heftet sich ebenfalls in der distalen Hälfte des ersten Exopoditgliedes medial an. Er wirkt den Abductoren entgegen, faltet demnach den Schwanzfächer zusammen.

Musculus productor exopoditis uropodos.

(*prod.ex* Fig. 25, 26.)

Derselbe nimmt dorsal im proximalen Abschnitte des Protopodits mit breiter Fläche seinen Ursprung, hat eine feste, kompakte Gestalt und heftet sich mit dünner Sehne ventral kurz hinter dem Proximalrande des Exopodits an. Er bewegt diesen ventralwärts bzw. nach vorn.

Musculus reductor exopoditis uropodos.

(*red.ex* Fig. 25, 26.)

Er ist der Antagonist des Productors des Exopodits, jedoch bedeutend schwächer als dieser und entspringt dicht neben ihm dorsal im proximalen Abschnitte des Protopodits ohne Sehne. Er inseriert dorsal gegenüber dem Productor kurz hinter dem Proximalrande des Exopodits, zeigt jedoch nur schwache Sehnenbildung.

Musculus adductor endopoditis uropodos.

(*add.end.* Fig. 25, 26.)

Er entspringt dorsomedial im Protopodit und inseriert ventromedial an dem Proximalrande des Endopodits (*En* Fig. 25, 26). Er weist keine Sehne auf, ist nur sehr kurz und schwach und bewirkt eine Bewegung des Endopodits nach innen. Als Antagonisten wirken die Abductoren des Exopodits, mit dem der Endopodit eng verbunden ist und mitbewegt wird.

Im Gegensatz zu den übrigen Extremitäten haben wir hier bei den Uropoden eine mächtig entwickelte Muskulatur des Exopodits gefunden, während der Endopodit nur einen einzigen, schwachen Muskel aufweist. Auch in dieser Beziehung weichen demnach die Uropoden von dem normalen Extremitätentypus ab. Die Bewegung des kurzen Endgliedes des Exopodits wird nicht durch Muskulatur bewegt, sondern geschieht automatisch bei der Ruderbewegung.

[Die größeren Muskeln der Uropoden sind auch SUCKOW bekannt

gewesen, wenn er sie auch nicht einer eingehenden Beschreibung unterzieht, sondern nur kurz darauf hinweist.]

Zum Schluß sei es mir gestattet, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. KORSCHELT, auf dessen Anregung ich diese Untersuchung vornahm, für das stete, gütige Interesse meinen ergebensten Dank auszusprechen. Desgleichen bin ich Herrn Prof. Dr. C. TÖNNIGES sowie vor allem Herrn Privatdozenten Dr. W. HARMS zu großem Danke verpflichtet.

Marburg a. L., Februar 1914.

Literaturverzeichnis.

1. BAUER, A. Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910.
2. GERSTAECKER, A. und ORTMANN, A. E. Decapoda. In: Bronn, Klassen u. Ordnungen des Tierreiches. V. Bd. 2. Abt. 1901.
3. GIESBRECHT, W. Crustacea. In: Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. Bd. IV. Arthropoda. Jena 1913.
4. HUXLEY, PH. Der Krebs: Eine Einführung in das Studium der Zoologie. Leipzig 1881.
5. LEMOINE, M. VICTOIRE. Recherches pour servir à l'histoire des systèmes nerveux, musculaire et glandulaire de l'écrevisse. In: Annales des Sciences Naturelles. Zoologie. V. Ser. Paris 1868.
6. LIST, TH. Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsapparat der Arthropoden. I. Teil: Astacus fluviatilis. In: Morphologisches Jahrbuch. Leipzig 1895.
7. MILNE EDWARDS, M. Histoire naturelle des Crustacés. Bd. I u. Atlas. Paris 1834.
8. MOCQUARD, F. Recherches anatomiques sur l'estomac des crustacés podophthalmaires. In: Annales des Sciences Naturelles. Zoologie. Tome XVI. Paris 1883.
9. SUCKOW, FR. WILH. LUDWIG. Der Flußkrebs (Astacus fluviatilis). In: Anatomisch-Physiologische Untersuchungen der Insekten und Krustentiere. Bd. I. Heft. 1. Heidelberg 1818.

Erklärung der Abkürzungen der Stammesmuskulatur.

[Die in eckigen Klammern beigefügten Zahlen verweisen auf die Abbildungen.]

attr.ep = M. attractor epimeralis [1, 6, 7, 21].
c.an = M. compressor ani [4, 5, 26].
c.end$_1$ = M. compressor endophragmalis 1 [2, 14, 16].

c.end$_2$	= M. compressor endophragmalis 2 [2, 4, 17].
c.ep	= M. contractor epimeralis [7].
d.an	= M. dilatator ani [5, 26].
d.a.l	= M. dorsales profundi abdominis, lateraler Teil [6].
d.a.m	= M. dorsales profundi abdominis, medialer Teil [1, 6].
dp	= M. dorsales profundi [1].
d.th.l	= M. dorsales profundi thoraco-abdominales, lateraler Teil [1, 6].
d.th.m	= M. dorsales profundi thoraco-abdominales, medialer Teil,[1, 6].
ds$(_{1-7})$	= M. dorsales superficiales (1—7) [1, 6, 7].
dv.a	= M. dorsoventralis anterior [1, 2, 7].
dv.p	= M. dorsoventralis posterior [2, 14, 16].
fl.ta	= M. flexor telsonos anterior [4, 25, 26].
fl.tp	= M. flexor telsonos posterior [4, 5, 25, 26].
l	= M. laterales [1].
l.a	= M. laterales abdominis [7].
lac	= M. laterales abdominis, Muskelfasern [7].
l.th.l,	= M. laterales thoraco-abdominales, lateraler Teil [7].
l.th.m	= M. laterales thoraco-abdominales, medialer Teil [7].
obl.a$(_{1-7})$	= M. obliqui anteriores$(_{1-7})$ [1, 3, 4, 5].
obl.a$_1$*c* / *obl.a*$_1$*r*	= Insertion des M. obliquus anterior 1 am caudalen und am rostralen Ventralrande des ersten Abdominalsegmentes [5].
obl.a$_1$*v*	= M. obliquus anterior$_1$, mediane sehnige Verbindung [4, 5].
obl.a$(_{1,\ 2})$*s*	= M. obliquus anterior$(_{1,\ 2})$, lateraler Muskelast [4].
obl.a$(_{1-4})$*f*	= M. obliquus anterior $(_{1-4})$, dorsomediane Fascie [1, 4].
obl.a$(_{2,\ 5})$*c*	= M. obliquus anterior $(_{2,\ 5})$, Insertion am Caudalrande des zweiten bzw. fünften Abdominalsegmentes [5].
obl.a$(_{2,\ 3})$*U*	= M. obliquus anterior (2, 3), Ursprung [4].
obl.a$_5$*s*	= M. obliquus anterior $_5$, dorsolaterale Insertion [4, 5, 25].
obl.a$_7$*s*	= Sehne des M. obliquus anterior [4, 5, 26].
obl.a$_7$*i*	= Insertion des M. obliquus anterior $_7$ [26].
obl.p$(_{1-5})$	= M. obliqui posteriores $(_{1-5})$ [3, 4, 5].
obl.p$_1$*u*	= Ursprung des M. obliquus posterior $_1$ [5].
obl.p$_1$*f*	= Sehnige Einschnürung des M. obliquus posterior $_1$ [5].
obl.p$_2$ ×	= Muskel, an dem der M. obliquus posterior $_2$ entspringt [4, 5].
obl.p$_{2,3}$*f*	= Sehne, mittels der der M. obliquus posterior $_{2,\ 3}$ entspringt [4].
th.a	= M. thoracales anteriores [1, 3, 4, 5].
th.a$_1$*m*, *th.a*$_1$*l*	= Der mediale und laterale erste Abschnitt der M. thoracales anteriores [3, 4, 5].
th. a$(_{2,\ 3,\ 4})$	= Die im zweiten, dritten und vierten Segmente entspringenden Äste der M. thoracales anteriores [3, 4, 5].
tr.th	= M. transversus thoracis [1, 3, 4, 5].
tr.a$(_{1-6})$	= M. transversi abdominis $(_{1-6})$ [1, 3, 4, 5].
tr.a$_1$*a*	= Ventraler Teil des M. transversus abdominis $_1$ [5].
tr.a$_1$*b*	= Dorsaler Teil des M. transversus abdominis $_1$ [3].
tr.a$_1$*f*	= Fascie, mittels der der M. tr. a_1 b an der Thoracalmuskulatur entspringt [4].
tr.a$_1$*a.f*	= Laterale Fascie, in der der M. transversus abdominis a endigt [5].
tr.a$_1$*s*	= Dorsolaterale Insertionsstelle des M. transversus abdominis b [3, 4].

$tr.a(_{2,\,3})v$ = Ventraler Teil des M. transversus abdominis $_{2,\,3}$ [3, 5].

$tr.a(_{2,\,3})d$ = Dorsaler Teil des M. transversus abdominis $_{2,\,3}$ [3, 5].

$tr.a(_{2,\,3})v.s$ = Insertionsstelle des M. transversus abdominis $(_{2,\,3})v$ [4].

$tr.a(_{2,\,3})d.s$ = Insertionsstelle des M. transversus abdominis $(_{2,\,3})d$ [3, 4].

$tr.a_{2+3}tr.a_{3+4}$ = Dorsolaterale Verschmelzung der $tr.a_2$ mit $tr.a_3$ und $tr.a_3$ mit $tr.a_4$ [4].

$tr.a_6a$ = Dorsaler Ast des M. transversus abdominis $_6$ [3].

$tr.a_6b$ = Ventraler Ast des M. transversus abdominis $_6$ [3].

$v.p$ = M. ventrales profundi [1].

$v.s.th.a.(\alpha)$ = Vorderer Ast des M. ventralis superficialis thoraco-abdominalis

$v.s.th.a(\beta)$ = Hinterer Ast [1, 2, 7].

$v.sth(_{2,\,3-7,\,8})$ = Musculi ventrales superficiales thoracis $(_{2,\,3-7,\,8})$ [1, 2, 7].

$v.s.a(_{1,\,2-5,\,6})$ = M. ventrales superficiales thoracis $(_{1,\,2-5,\,6})$ [1, 2, 7].

$v.c.$ = M. ventralis capitis [14].

$tr.a_6s$ = Insertionsstellen des intersegmentalen Teiles des letzten abdominalen Transversalmuskels [4].

Die Metamorphose der freilebenden Süßwasser-Copepoden.

I. Die Nauplien und das erste Copepodidstadium.

Von

Walther Dietrich.

(Leipzig.)

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 19 Figuren im Text.

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung.

Kammerer hat kürzlich[1] das spitze Wort des »Problemverderbens« geprägt. Er meint damit die Erscheinung, daß irgend jemand ein Problem anfängt zu bearbeiten, einige Resultate bekommt, sie veröffentlicht, am weiteren Verfolg aber durch äußere Umstände verhindert wird: die Arbeit ist Torso, ist über die vorläufige Mitteilung nicht hinausgediehen, aber trotzdem wagt kein anderer sich daran; denn die besten Resultate sind weggenommen, die Fragestellung ist nicht mehr original. Die Arbeit bleibt also liegen auf Jahre hinaus.

Ähnlich, wenn auch aus anderen Ursachen, ist es der Bearbeitung der Metamorphose der Copepoden ergangen. Carl Claus hat sie bearbeitet, großzügig, er hat das Wichtigste, Wesentliche erkannt, aber das genaue Studium, das tatsächliche Verfolgen jeder einzelnen Gliedmaße im Gang der Entwicklung läßt er vermissen. Er hat die Entwicklung der Copepoden studiert, nicht aber die der Diaptomiden, Cyclopiden und Harpacticiden. Unter dem Eindruck seines Namens, seiner Autorität hat niemand in vier Jahrzehnten, bis 1906, wovon allerdings drei noch in Claus' Lebzeit fallen, gewagt,

[1] Pansymbiose, Die Naturwissenschaften. I. Jahrg. Heft 50 v. 12. Dezember 1913.

die Copepodenentwicklung systematisch zu erforschen. So konnte Oberg (1906) in seiner für die postembryonale Entwicklung der marinen Copepoden grundlegenden Arbeit: »Die Metamorphose der Plankton-Copepoden der Kieler Bucht« schreiben: ». . . aber selbst von diesen Süßwasser-Copepoden war nicht einmal die Zahl der durchlaufenen Naupliusstadien mit Sicherheit bekannt und unter wirklich genauem Eingehen auf jede Extremität waren diese Vorgänge noch bei keinem behandelt . . .«

Wie sehr dieser Satz zu Recht besteht, zeigt am besten die 1907 erschienene Arbeit von Klintz, in der im ganzen nur 7 Stadien einschließlich des geschlechtsreifen Tieres angenommen werden, und zwar entfallen auf das Nauplius- bzw. Metanaupliusstadium zwei, auf die Copepodidstadien fünf Formen. Klintz behauptet also, sechs Häutungen erfolgten; dem steht die Aussage von Maupas (1892) über die Metamorphose des Harpacticiden *Belisarius viguieri* gegenüber: ». . . . Le développement larvaire se divise en six stades naupliens et six stades cyclopoides y compris l'état exulte. Il y a donc onze mues, dont six naupliennes et cinq cyclopoides. J'ai constaté une évolution identique chez le *Canthocamptus staphylinus*.«

Giesbrecht (1898) nahm nur fünf Naupliusstadien an; neuerdings (1913) im »Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere« schreibt er der Naupliusperiode, wahrscheinlich unter dem Eindruck der Obergschen Abhandlung, sechs Stadien zu, zwei Nauplien und vier Metanauplien.

Aus all diesen Andeutungen erhellt, daß eine Untersuchung der Metamorphose der Süßwassercopepoden, namentlich der so gut wie überhaupt nicht beachteten Harpacticiden sehr vonnöten war, zumal da eine Menge spezieller Arbeiten über Copepoden (Chromosomenverhältnisse, Keimbahnen) von V. Haecker und seinen Schülern geliefert sind.

Aber noch ein anderer Grund bestimmt mich zur Inangriffnahme dieser Frage: ein hydrobiologisches Interesse[1]. Wenn man irgendeine Faunenliste oder auch quantitative Studien über irgendwelches Gewässer durchsieht, so stößt man sicher auf das große Sammelkonto Nauplien, und es heißt schon recht viel, wenn der betreffende Autor sich die Mühe genommen hat, die Copepodide auseinander zu halten

[1] Das Verständnis für Hydrobiologie in mir geweckt zu haben, verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Richard Woltereck. Seine Vorlesungen, Übungen und Besprechungen boten Anregungen in reichem Maße. Aus ihnen heraus ist diese Arbeit entstanden.

als Diaptomuslarven oder junge Cyclopen. Auch hier muß Wandel geschaffen werden durch unterscheidende Kenntnis der Nauplien. Denn um die Fortpflanzungsperioden der Copepoden zu ermitteln, kann man nicht allein auf das Maximum der eisacktragenden Weibchen Rücksicht nehmen, man muß sie auch aus der Zahl der Nauplien zuweilen schließen, wenn es sich um dauereibildende Formen handelt, wie *Diaptomus vulgaris*, *D. castor* nach WOLF (1903), *Diaptomus laciniatus*, *D. denticornis* nach HAECKER (1901), *Diaptomus gracilis* nach BREHM, *Diaptomus salinus*, *D. wierzejskii* nach eigenen Befunden, *Heterocope saliens* nach KESSLER (1913).

A. Material und Methode.

Als Material für die Untersuchung wurde naturgemäß in erster Linie das genommen, was die Leipziger Gegend bot. Von den drei Familien der Süßwassercopepoden, Centropagiden von den Gymnopleen, Cyclopiden und Harpacticiden von den Podopleen, wurde je ein Vertreter genau behandelt, natürlich unter Seitenblicken auf nahestehende Formen. Von den Centropagiden ist eingehend untersucht worden *Diaptomus vulgaris* Schmeil, von den Cyclopiden *Cyclops strenuus* Fischer und endlich von den Harpacticiden *Canthocamptus staphylinus* Jurine.

Nebenher sind beobachtet worden, namentlich zur Kontrolle der Familienunterschiede, hauptsächlich letzte Metanauplien von *Diaptomus castor* Jurine, *D. salinus* Daday, *D. wierzejskii* Richard, *D. gracilis* Sars, *D. denticornis* Wierzejski. Von den Cyclopiden wurden zum Vergleich herangezogen *Cyclops leuckarti* Claus, *C. bicuspidatus* Claus, *C. viridis* Jurine, *C. serrulatus* Fischer und von Harpacticiden *Canthocamptus northumbricus* Brady.

Dieses Material wurde, wie bereits erwähnt, zum allergrößten Teil aus Leipzigs näherer und weiterer Umgebung herbeigeschafft. So lieferten das Freilandbecken im Garten des Leipziger Zoologischen Institutes *Diaptomus vulgaris*, *Cyclops strenuus* und *C. viridis*, der größere Albertparkteich *Diaptomus gracilis*, von Cyclopiden: *Cyclops strenuus*, *C. serrulatus*, *C. bicuspidatus* und *Canthocamptus staphylinus*. Die Teiche in Lauer beherbergten *Diaptomus castor*, ferner *Cyclops strenuus*, *C. viridis*, *C. bicuspidatus* und *C. serrulatus*, außerdem *Canthocamptus staphylinus* und *C. northumbricus*.

Ehe ich mich den Fängen aus weiterer Umgebung Leipzigs zuwende, möchte ich außer einigen Lehmstichen und Altwässern der Elster und Pleiße noch eines Ortes Erwähnung tun, der mir *Diap-*

tomus wierzejskii Richard lieferte. Diesen Centropagiden hat in Deutschland bisher nur SCHMEIL in der Umgebung von Halle a. S. gefunden. Meine Fundstelle ist eine kleine, etwa 100 qm große, höchstens 1 m tiefe Wasserfläche in einem Lehmloch an der Straße zum Bahnhof von Zuckelhausen bei Leipzig. Da das Gelände rings etwa 2—3 m höher liegt, so liegt die Wahrscheinlichkeit nahe, daß der Tümpel den Grund einer Bauplatzausschachtung bedeckt, allenfalls einer Lehmgrube. Über das biologische Verhalten des *Diaptomus* sei auf den dritten Teil dieser Arbeit verwiesen.

Endlich seien noch die Fänge aus der weiteren Umgebung Leipzigs genannt, zuerst die der Rohrbacher Teiche. Sie ergaben für mich *Diaptomus vulgaris*, *D. castor* (Großteich), *D. gracilis* (Mittelteich) und Cyclopiden. Dasselbe Material lieferten die Wermsdorfer Teiche: *D. vulgaris* (Doktorteich, Häuschenteich), *D. gracilis* (Kirchenteich, Zeisigteich, Horstsee) und Cyclopiden. *Diaptomus salinus*, *Cyclops leuckarti* und *C. strenuus* erhielt ich aus dem Mansfelder See außer aus einigen eigenen Fängen durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. V. COLDITZ. Mein Freund HANS-ADAM STOLTE überließ mir aus seinen Naidenfängen die nebenbei erbeuteten Copepoden. So erhielt ich durch ihn aus einem kleinen Bache von Dorna im Muldentale bei Grimma i. S. *Canthocamptus crassus* Sars, der sich aber leider als zur Kultur ungeeignet erwies.

Die Untersuchung der Tiere erfolgte an totem wie an lebendem Material, zum Teil auch an abgeworfenen Häuten. Dies letztere allerdings nur bei Podopleen; bei Gymnopleen ist die Chitinhaut zu fein, als daß sie unversehrt erhalten bliebe.

Die besten Resultate gab mir das lebende Objekt, nachdem es mir gelungen war, durch einige Kunstgriffe die Tiere festzuhalten. Cyclopiden- und Harpacticidennauplien habe ich ohne besondere Behandlung unter das Mikroskop gebracht. Mit einer sehr fein und sehr lang ausgezogenen Pipette wird der Nauplius aus dem Zuchtglas mit sehr wenig Wasser auf einen nicht hohlgeschliffenen Objektträger gebracht; darüber kommt ein mit Plastilinafüßchen versehenes Deckglas, so daß der Tropfen nur die Mitte des Deckglases netzt. Dann sieht man den Nauplius in dem Tröpfchen hin- und herschießen. Mit dem Mikroskop bei schwacher Vergrößerung beobachtend, drückt man mit dem Finger, besser als mit Nadeln, die vier Füßchen gleichmäßig nieder, bis das Deckglas den Nauplius eben, meist an der Mundkappe, berührt. Der Nauplius wird dann unter heftigen Schlägen um diesen Berührungspunkt rotieren, gibt das aber sehr bald, wohl infolge Sauer-

stoffmangels und physischer Erlahmung auf. Ist der Druck noch nicht groß genug, um das Tierchen zu fixieren, so genügt meist die Deckglasdurchbiegung unter dem Einfluß der capillaren Kräfte bez. des Luftdruckes, wenn man vorsichtig mit nur wenigen Fasern eines Stück Fließpapieres ein wenig Wasser absaugt. Liegt der Nauplius noch nicht günstig — meist muß er auf dem Rücken liegen — so muß man ihn vor dem Festlegen »rollen«. Dies gelingt sehr gut bei Cyclopiden mit ihrem beinahe kreisrunden Querschnitt. Bei den dorsoventral fast zu einer Scheibe abgeplatteten Harpacticiden hat das Drehen Schwierigkeit, meist gelingt es durch ein Lüften des Deckglases.

Bei den Centropagiden ist diese Methode ziemlich ausgeschlossen. Denn die Nauplien sind lateral stark komprimiert, und die lange erste Antenne, die das geschlechtsreife Tier in Rückenlage erhält, ist eben noch nicht vorhanden. So ist es bei den Nauplien ziemlich hoffnungslos, sie auf dem Rückenfirst zu balancieren und mit der Mundkappe einzuklemmen, wenigstens bei lebenden Exemplaren. Hier müssen künstliche Mittel angewandt werden: entweder Verdickung des Mediums durch Zusatz von Quittenschleim oder Betäubung der Tiere. Ich habe das letztere meist angewandt, und zwar mit Cocain und Chloralhydrat. Cocain hat sich aber wenig geeignet erwiesen: die Tiere platzten, sobald man nicht äußerst verdünnte Lösungen verwandte, in denen aber die Betäubung erst nach einer Stunde und später eintrat.

Auch ein Absaugen des cocainhaltigen Wassers nach der Betäubung und ein Ersetzen durch frisches Wasser ließen das Opakwerden und Platzen nicht verhindern. Um so mehr aber kann ich das Chloralhydrat empfehlen. Hier trat ein Quellen und Zersprengen des Chitinpanzers überhaupt nicht ein und ein Opakwerden und Absterben nur bei zu konzentrierten Lösungen. Ich habe Verdünnungen von etwa 1 : 10 000 verwandt, nach dem Betäuben das Wasser ersetzt und mit dieser Methode sehr gute Erfolge gehabt.

Die Präparate wurden über Nacht in einer »feuchten Kammer« kühl aufbewahrt, eventuell unter Zusetzen eines Tropfen Wassers, so daß es mir gelang, dasselbe Tier unter dem Deckglase etwa 3 bis 4 Tage lebend zu erhalten, ja sogar Häutungen vollziehen zu lassen.

Ein Übelstand ist es bei dieser Art Präparate, daß das Wasser unter dem Deckglas verdunstet und infolgedessen der Deckglasdruck steigt und das Tier zerquetscht. Eine gewisse Fertigkeit, im richtigen Augenblicke die richtige Menge Wasser an die richtige Stelle, den Rand des Deckglases zu bringen, so, daß sie nicht mit dem in-

nern Tropfen zusammenfließt, bringt die Übung mit sich. Ich habe mir auch zuweilen dadurch geholfen, daß ich einen Vaselinerand um das Gläschen legte. Es ist dann zwar mißlich, das Wasser zu ersetzen, aber oft genügen doch die wenigen Stunden, die das Tier unverändert bleibt, zur Beobachtung.

Die Tiere für meine Untersuchungen habe ich ex ovo gezüchtet. Nauplien, aus der Freiheit in Gläser gebracht, sterben rasch ab; nur im Winter bei rund 0° habe ich sie längere Zeit erhalten können. Zur Zucht des *Diaptomus* und *Cyclops* verwandte ich in der Hauptsache kleine runde Gläser von etwa 4 cm Durchmesser und 8 cm Höhe mit etwa 75 ccm Wasser gefüllt, für *Canthocamptus* bedeutend kleinere mit ungefähr 20—25 ccm Inhalt.

Nach längeren vergeblichen Zuchtversuchen gelang es mir doch, wenigstens einige Formen zu ziehen. Als erfolgreich für Züchtung erwiesen sich *Diaptomus vulgaris* und *D. wierzejskii*, *Cyclops strenuus* und *C. viridis* und *Canthocamptus staphylinus*.

Meine Kulturen setzte ich auf zweierlei Weise an: einmal brachte ich eisacktragende Weibchen in das Glas, ließ sie ablegen und fing sie danach heraus, zum andern präparierte ich die Eiballen unter dem Mikroskop, bald aber selbst bei dem kleinen *Canthocamptus* unbewaffneten Auges mit Schweinsborsten und zugeschliffenen Insektennadeln ab und legte die Eiersäcke — oft zu einem Dutzend — in die Zuchtgläser. Mit dieser Methode hatte ich sehr viel Erfolg, im Gegensatz zu KLINTZ (1907); denn mindestens 90% dieser so abgetrennten Eiballen entwickelten sich weiter. Auch die Quantität der erhaltenen Nauplien war größer, denn die Alten fressen die Jungen auf, namentlich bei den Cyclopiden.

Als Futter gab ich auf Agar-Agar rein gezüchtete einzellige Algen, Chlorella, die mir Herr Prof. Dr. WOLTERECK freundlich überließ. Diese Chlorellen wurden von allen drei Familien, auch von den Alten, gefressen, wie der Darminhalt und das Absterben bei Weglassung dieses Futters zeigte.

Von Einfluß auf das Gedeihen der Kulturen war das verwendete Wasser; Leitungswasser ließ die Tiere eingehen; ich nahm daher altes, klares Aquariumwasser, das durch chemische Filter oder Müllergaze Nr. 25 filtriert wurde.

B. Literatur.

Der erste, der einen *Cyclops* abbildet und gleichzeitig über die Zusammengehörigkeit von *Cyclops* und *Nauplius* Bescheid weiß, ist

ANTONIUS VON LEEUWENHOEK (1719, 1699), (Opera omnia Tom. III. 1719). Ob ihm zur Abbildung des Embryo wirklich ein *Nauplius* vorgelegen hat, wird bestritten und will ich nicht entscheiden. Nur möchte ich eine Vermutung meinerseits zur Diskussion stellen, daß es sich nämlich um einen Embryo einer Hydrarachnoide handeln könne. Mir selbst sind in einigen Kulturen solche Tierchen begegnet. Daß LEEUWENHOEK tatsächlich den Zusammenhang zwischen *Nauplius* und Hüpferling gekannt hat, geht aus dem Text hervor. Er beobachtet das Schlüpfen der Nauplien aus den Eiballen und sieht, daß am andern Tage die Mütter alle Embryonen gefressen haben: in einem Kontrollversuch tötet er nach der Eiablage die Mutter und erhält die Nauplien am Leben, ja sogar aus den Eisäckchen toter Weibchen zieht er Larven.

KARL DEGEER (1783) ist der nächste, der sich wissenschaftlich mit Copepoden befaßt. Er bildet völlig eindeutig Nauplien als Embryonen von Copepoden (*Monoculus*) ab. Der eine *Nauplius* steht etwa auf der Höhe der Abbildungen von JURINE (1820). In einem Bild gibt DEGEER ganz deutlich die Gestalt eines verendeten Tieres mit schlaff herabhängenden Mundgliedmaßen und dem im Tode so typisch in Kugeln koagulierten Eiweiß. Und in der dritten Figur endlich reproduziert er einen *Nauplius*, der im Begriff steht, sich zu häuten, dabei aber eingegangen ist. Das sind die Befunde, die sich aus seinen Zeichnungen ergeben und die für die Treue seiner Beobachtungen beredt Zeugnis ablegen. Daß er diese Abnormitäten falsch deutete, nicht als solche erkannte, haben wir kein Recht ihm zum Vorwurf zu machen.

Die Kenntnis, daß der *Nauplius* das Jugendstadium von *Monoculus* (= *Cyclops*) sei, ging verloren.

1785, also nur wenige Jahre nach DEGEERS »Mémoires pour servir à l'histoire des insectes« (Stockholm 1778, deutsch 1783) erschien die für die weitere wissenschaftliche Betrachtung der freilebenden Copepoden grundlegende Arbeit »Entomostraca seu Insecta testacea, quae in aquis Daniae et Norvegiae reperit, descripsit et iconibus illustravit OTHO FRIDERICUS MÜLLER«. In der Kenntnis der Entwicklung der Copepoden bedeutet sie einen Rückschritt. Die Nauplien erscheinen als besondere Genera: *Nauplius* und *Amymone;* von *Nauplius* unterscheidet MÜLLER zwei Formen: *N. bracteatus* und *saltatorius*. Nach den Abbildungen zu urteilen ist *N. bracteatus* der *Nauplius* eines *Canthocamptus*, *N. saltatorius* der eines Cyclopiden. Von *Amymone* kennt er gar sechs Species: *A. Satyra*, *Silene*, *Maenas*, *Fauna*, *Baccha*

und *Thyas*. Von diesen würde wohl *A. Satyra* (vielleicht auch *A. Fauna*) der *Nauplius* eines Cyclopiden sein, die anderen, bestimmt *A. Baccha*, die Larven von Harpacticiden. Weiter zu gehen und die einzelnen Formen ganz bestimmten *Cyclops*-Arten als Jugendstadien zuzuschreiben, wie es GERSTAECKER in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches (1866—1879) tut, geht meines Erachtens nicht an. Dazu sind es der Arten zu viele und unserer Kenntnisse zu wenige; außerdem genügen die Bilder gar nicht eingehenderen Vergleichen; auch insofern bedeuten sie einen Rückschritt im Vergleich mit DEGEER.

Gegen die Aufstellung der Genera *Nauplius* und *Amymone* wendet sich bereits 1797 LOUIS JURINE, der die Arbeiten von DEGEER kennt. 1820 erscheint sein bekanntes Werk: »Histoire des Monocles qui se trouvent aux environs de Genève«. Außer trefflichen Beobachtungen über die Biologie der Copepoden enthält es Angaben über ihre Morphologie und Entwicklungsgeschichte. Die Metamorphose wird von JURINE erkannt, er weiß, daß jedes Stadium von dem vorhergehenden durch eine Häutung getrennt ist. Aber eine vollständige Entwicklungsreihe kann er auch nicht geben. Seine Befunde erläutert er durch sehr gute Zeichnungen.

Von den deutschen Forschern hat HEINRICH RATHKE (1833) zuerst wieder die Nauplien als Jugendform der Copepoden gezeichnet. Er ist imstande, die von JURINE einfach »Beine« genannten Mundgliedmaßen als Maxillen und Mandibeln zu analysieren. Seine Bilder der Jugendformen von *Cyclops quadricornis* (zwei Nauplien, zwei Copepodide) bedeuten keinen Fortschritt gegen JURINE, im Gegenteil, die Segmentierung der einzelnen Glieder hat RATHKE nicht gesehen. Wollte man versuchen, das Alter der Tiere zu bestimmen, so wären sie etwa als 1. und 4. Nauplius, 1. und 3. Copepodid zu bezeichnen.

Bald danach (1835) bildet KOCH ebenfalls einen Nauplius ab von *Glaucea hyalina*, einer Form, die etwa unserem *Diaptomus gracilis* entspricht.

An diese Arbeiten schließen sich die zahlreichen Untersuchungen des Altmeisters CARL CLAUS in den Jahren 1857—1893 an. Seine beiden Hauptarbeiten sind: »Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden, 1858« und »Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeers, 1863«.

Claus bildet darin sehr gut einzelne Nauplien verschiedener Copepoden ab, und zwar sind es nach unseren heutigen Kenntnissen

Orthonauplius von	*Cyclops coronatus* Claus = *C. fuscus* Jur.
	C. serrulatus Fisch.
	C. canthocarpoides = *C. phaleratus* Koch.
	Canthocamptus staphylinus Jur.
	Cyclopsine castor = *Diaptomus castor* Jur.
1. Metanauplius von	*Cyclops gigas* Claus = *C. viridis* Jur.
	C. tenuicornis Claus
	Dactylopus Stroemii (marin. Calanide)
2. Metanauplius von	*Cyclops tenuicornis* Claus
3. Metanauplius von	*Cyclops* spec.
	C. serrulatus Fisch.
	Canthocamptus staphylinus Jur.
	zweier mar. Calaniden (*Ichthyophorba*?).

Man sieht, es ist nicht einmal aus den verschiedenen Arten eine Entwicklungsreihe vollständig aufzustellen.

Mit den Untersuchungen Claus' setzen die modernen Arbeiten ein. Er hat im Prinzip alles gesehen, was den Früheren entgangen war und entgehen mußte aus technischen Gründen. So haben Jurine und Rathke sich darauf beschränkt, die drei Mundgliedmaßen, allenfalls noch die Maxillen, anzugeben, und eine Einordnung ihrer Bilder nach unserer heutigen Gruppierung ist nur nach der Zahl der Segmente möglich. Bei Claus ist es anders. Wenn seine Angaben im einzelnen auch manche Unrichtigkeiten aufweisen, so bieten sie doch im großen und ganzen eine brauchbare Grundlage. Ihm kam es ja nicht auf das Verfolgen aller Einzelheiten an, sondern auf die Tatsache, daß der Nauplius nach einer gewissen Zahl von Häutungen den Sprung zum Copepodiden macht, und schließlich, wieder nach einer gewissen Zahl von Häutungen, ins geschlechtsreife Tier übergeht. Diese Copepodidstadien hat Claus eingehend untersucht, namentlich in bezug auf die Entwicklung der ersten Antennen, so daß bei einer neuen Untersuchung spezielle Probleme gestellt werden müssen: Fragen nach Verwandtschaft einzelner Arten bzw. Gruppen, wie in jüngster Zeit Brehm (1913) angedeutet hat.

Im Jahre 1877 bringt eine neue Arbeit wieder einen Beitrag zur Kenntnis der Metamorphose der Copepoden: P. P. C. Hoeks Beitrag »Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. II. Zur Embryologie der freilebenden Copepoden« erscheint. Wenn er auch in der

Hauptsache die Entwicklung im Ei behandelt, so bringt er doch zwei Bilder von Nauplien: den eben geschlüpften Nauplius von *Cyclops brevicaudatus* Claus und den zweiten Nauplius (»nach einmaliger Häutung«) von *Canthocamptus staphylinus*.

Wieder vergehen einige Jahre, bis die nächste Abhandlung zur Entwicklung der Copepoden erscheint: Carl Grobben (1881), »Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentrionalis* Goodsir (= *Calanus finmarchicus* Gunnar)«. Auch ihm ist die Zahl der Nauplien unbekannt: »In der Weiterentwicklung erleidet der Nauplius eine Anzahl von Häutungen, deren Zahl ich nicht genau anzugeben vermag«, lautet der einleitende Satz zur »freien Metamorphose des Nauplius« (1881, S. 17). Er bildet etwa das erste, zweite, vierte und fünfte Nauplius- und das erste Copepodidstadium ab, soweit die Figuren überhaupt ein Erkennen gestatten.

1882 ergreift Rehberg zur Embryonalentwicklung von Cyclopiden das Wort, und zwar scheint er die Jugendformen einer Anzahl von Arten gekannt zu haben, aber er veröffentlicht darüber so gut wie nichts. Am meisten interessiert ihn das erste Copepodidstadium. Hier will er auf Grund gleicher Entwicklung der ersten Antennen (Zerfall in gleiche Zahl von Gliedern) die mehr oder minder große Verwandtschaft einzelner Copepoden untereinander feststellen. So sollen *Cyclops fimbriatus* Fischer, *C. Poppei* Rehberg (nach Schmeil [1892, S. 168] = *Cyclops fimbriatus* var. *Poppei* Rehberg) und *C. phaleratus* Koch in ihren Entwicklungsstadien vollständig übereinstimmen. Andere sollen eine gemeinsame Entwicklung haben, aber auf verschiedenen Stadien gewissermaßen stehen geblieben sein. »*C. albidus* (Jur.) und *C. fuscus* (Jur.) sind bis zur letzten Häutung in ihren embryonalen Stadien nicht zu unterscheiden und zeigen erst nach der Häutung die charakteristischen Merkmale, ohne daß dieselben einen Übergang der einen Art in die andere in irgendeiner Weise erkennen ließen.«

Wieder mit marinen Copepoden befaßt sich der nächste Autor, Eugène Canu: »Les Copépodes du Boulonnais«. 1892. Er bringt die Metamorphose einer großen Zahl mariner Copepoden, ohne aber auf die genaue, vergleichende Untersuchung der Gliedmaßen der einzelnen Stadien einzugehen.

Im selben Jahre wie Canu gab Maupas über die Entwicklung des Süßwasserharpacticiden *Belisarius viguieri* an, daß sie aus zwölf Stadien bestehe, das erwachsene Tier mitgerechnet, und ebenso verlaufe die Entwicklung von *Canthocamptus staphylinus*. Irgendwelche

nähere Angaben oder Zeichnungen bleibt jedoch MAUPAS schuldig. Durch Bilder belegte Angaben gibt AL. MRÁZEK (1894). Er zeichnet einen älteren (vierten?) Nauplius von dem blinden Harpacticiden *Epactophanes richardi* Mrázek.

Im Jahre darauf veröffentlicht W. GIESBRECHT in seinen »Mitteilungen über Copepoden« einige Bilder vom vorletzten und letzten Nauplius von *Rhincalanus nasutus* Giesbr., um die Ansicht CLAUS' zu widerlegen, daß die Maxillipeden von *Diaptomus*, *Cyclops*, *Canthocamptus* aus einer Anlage hervorgehen.

Dann tritt wieder eine Pause von etwa 10 Jahren ein. 1906 läßt MAX OBERG seine Untersuchungen über: »Die Metamorphose der Planktoncopepoden der Kieler Bucht« erscheinen. Er bringt für eine Anzahl mariner Copepoden vollständige Entwicklungsreihen: sechs Naupliusstadien, sechs Copepodide, einschließlich des geschlechtsreifen Tieres. Sein Material brachte es mit sich, daß er fast ausschließlich Gymnopleen behandelt.

Und wenn ich endlich noch die Abhandlung von J. H. KLINTZ (1907) erwähne, deren Ergebnis in dem Satze ausgedrückt wird: »Die normale postembryonale Entwicklung von *Cyclops* verläuft in sechs Häutungen, nach der sechsten Häutung sind die Tiere geschlechtsreif« (S. 134), so glaube ich die Berechtigung der folgenden Untersuchungen dargetan zu haben, trotz KLINTZ' Versicherung (S. 128): »Die nachembryonale Entwicklung verhält sich genau nach den in BRONNS Tierreich von CLAUS gemachten Angaben.«

II. Die Metamorphose.

1. Charakteristik der Unterordnungen und der Familien in ihrer Entwicklung[1].

Die Entwicklung der beiden Unterordnungen *Gymnoplea* und *Podoplea* läuft natürlich parallel, ist aber doch auch wesentlich von-

[1] Im folgenden halte ich mich vornehmlich an die Bezeichnungen von GIESBRECHT im »Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere«, in zweiter Linie an die OBERGsche Nomenklatur. So schreibe ich mit GIESBRECHT Copepodid statt Copepodit (OBERG), denn es soll doch eben betont werden, daß die Larven bereits dem erwachsenen Copepoden ähnlich sind. Ferner bezeichne ich die verschiedenen Lobi mit GIESBRECHT als Endite und Exite; auch die Formen das Exopodit, das Endopodit übernehme ich von GIESBRECHT. Und für Coxo- und Basipodit scheinen mir die Namen Coxale und Basale entsprechender zu sein; denn man kann die beiden Endäste wohl als Füße bezeichnen, nicht aber die Extremitätenstielglieder.

einander verschieden. Der Hauptunterschied ist die Tatsache, daß die *Gymnoplea* zwei Orthonauplien und vier Metanauplien, zusammen also sechs Nauplien haben, während die *Podoplea* nur fünf Naupliusstadien aufweisen, und zwar einen Orthonauplius und ebenfalls vier Metanauplien. Hierbei nenne ich Orthonauplius den Nauplius im ursprünglichen Sinne: das Stadium mit drei Mundgliedmaßen. Da als Metanauplien in der Literatur bald die älteren Nauplien, bald die Copepodide bezeichnet werden, so definiere ich hiermit Metanauplius als Nauplius mit mindestens vier Gliedmaßen und schlage vor, beide Formen als Nauplien zu benennen, wie es Oberg tut. Die Zahl der Copepodidstadien ist für beide Unterordnungen identisch, sechs, einschließlich des geschlechtsreifen Tieres.

A. Gymnoplea.

Wenn man den Verlauf der Entwicklung der Gymnopleen kurz charakterisieren will, so kann man sagen: die Entwicklungsintensität ist über alle Stadien gleichmäßig verteilt. Es treten nach allen Häutungen neue Segmente auf, oft auch neue Gliedmaßen, oder doch es werden die angelegten Gliedmaßen weiter entwickelt. Dies Verhalten zeigen auch noch die Copepodide. Die Metamorphose ist demnach nicht so sprunghaft.

Fam. Centropagidae.
(Diaptomus vulgaris Schmeil.)
Fig. 1—7.

Diaptomus vulgaris steht als Glied der Familie der *Centropagidae* von den von Oberg untersuchten Arten dem *Centropages hamatus* Lilljeb. am nächsten, ohne ihm natürlich ganz zu gleichen: denn es sind ja verschiedene Subfamilien, denen beide Spezies untergeordnet sind.

Der Nauplius von *Diaptomus* besitzt eine schlanke, elliptische, seitlich zusammengedrückte Gestalt im Gegensatz zu dem der Cyclopiden, deren Nauplius, wie wir sehen werden, annähernd birnenförmig gestaltet ist, von Harpacticiden ganz zu schweigen. Das Verhältnis von Körperlänge zu Breite — diese gleich 1 gesetzt — steigt beim Durchlaufen der Naupliusstadien von 1,74 zu 1 auf 2,59 zu 1 (vgl. Tab. I).

Das Kopfschild tritt stark zurück im Vergleich zu der Entwicklung bei den Podopleen. Ein weiteres Merkmal der Centropagidennauplien — ich kann das allgemein für die Gymnopleen überhaupt

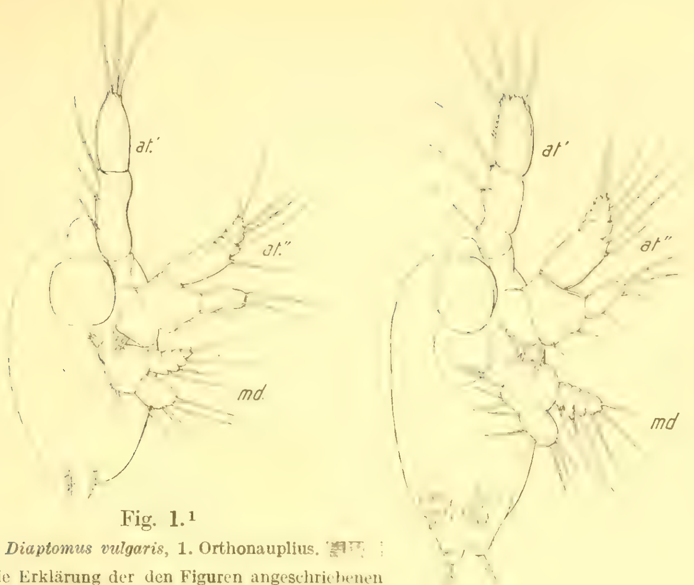


Fig. 1.[1]

Diaptomus vulgaris, 1. Orthonauplius.

[1] Die Erklärung der den Figuren angeschriebenen Buchstaben befindet sich am Schlusse der Abhandlung S. 324.

Fig. 2.

Diaptomus vulgaris, 2. Orthonauplius.

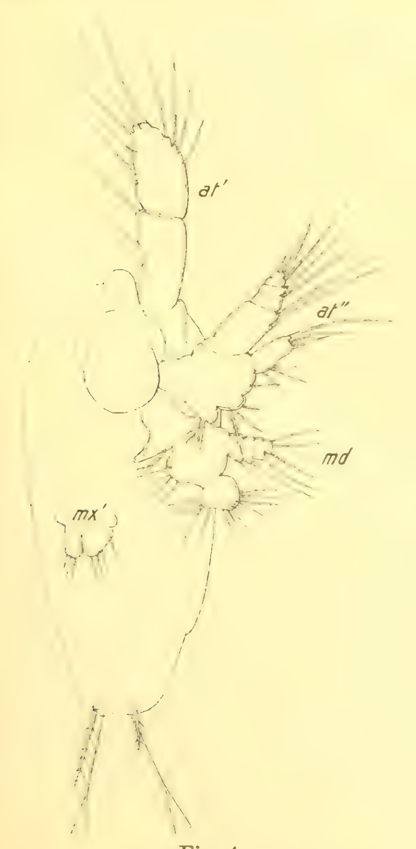


Fig. 4.

Diaptomus vulgaris, 2. Metanauplius.

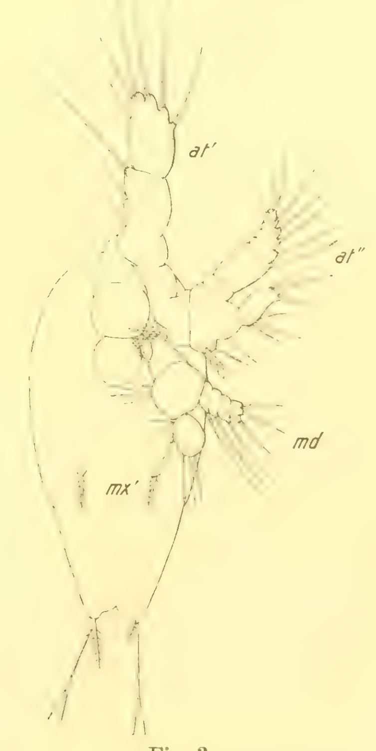


Fig. 3.

Diaptomus vulgaris, 1. Metanauplius.

unter Benutzung der OBERGschen Resultate aussagen— ist die seitliche Kompression.

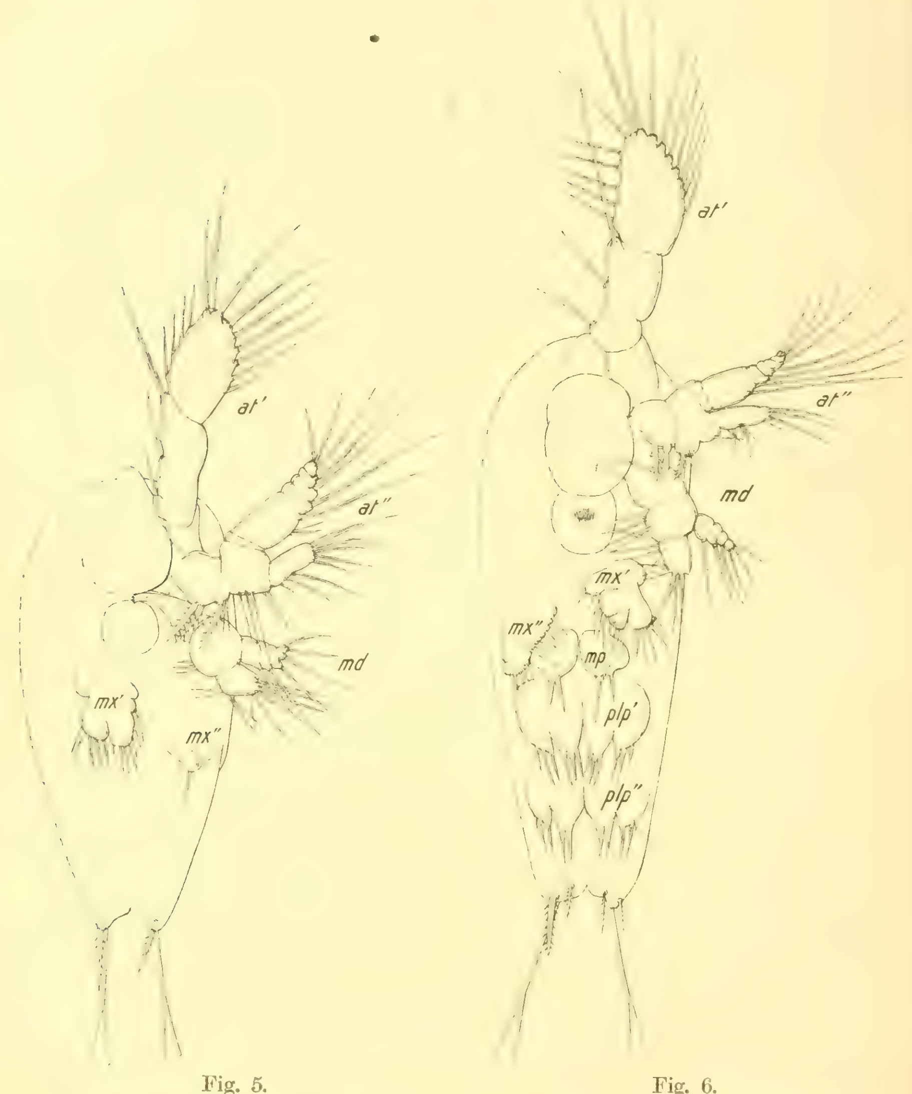


Fig. 5.
Diaptomus vulgaris, 3. Metanauplius.

Fig. 6.
Diaptomus vulgaris, 4. Metanauplius.

Ebenso allgemein findet sich bei dieser Unterordnung die Vermehrung der großen Fiederborsten des Endgliedes der ersten Antenne mit steigendem Alter über die Zahl 4 hinaus, meist bis auf 10 und 12. Dies dürfte das Zeichen für die Hydrobiologen sein, an dem sie die

beliebte Rubrik »Nauplien« zerlegen können. Denselben Dienst, aber schwieriger, zum mindesten unbequemer, würde das Merkmal leisten, das OBERG zur Bestimmung seiner Nauplien angibt: die Form der Lade am Endopoditen der Mandibel. Diese Lade ist bei allen drei Familien, man kann wohl sagen, prinzipiell verschieden gestaltet: die Podopleen tragen einen »daumenförmigen Fortsatz« (OBERG), der



Fig. 7.

Diaptomus vulgaris, 1. Copepodid.

bei Harpacticiden und Cyclopiden wieder wesentlich verschieden ist. Die Gymnopleen kennen ihn nicht; bei ihnen setzen die Borsten direkt in einem schwachen Wulst an das Glied an. Charakteristisch für die Gymnopleen ist der reiche Zerfall des Exopoditen der zweiten Antenne in sechs bis sieben Ringe.

Dann sei noch ein Befund angeführt, für den ich kein Analogon in der Literatur kenne und den ich nur für *Diaptomus* behaupten kann, daß nämlich die Metanauplien in der Furca jederseits einen zweigespaltenen Sinneskolben tragen.

Schließlich sei noch erwähnt, daß die Furcalbewehrung Verschiedenheiten zeigt: aber diese sind nicht als Familiencharakteristica brauchbar, sondern nur als Gattungsmerkmale, wahrscheinlich sogar nur als Artdifferenzen. Die Furcalbewehrung ist den marinen Formen gegenüber recht schwach entwickelt: sie besteht anfänglich aus zwei säbelartig gekrümmten, schwachen Haken, die im Laufe der Entwicklung unsymmetrisch werden. Bei *Diaptomus vulgaris* ist diese Ungleichheit relativ gering, stärker bei den mehr planktonisch lebenden Formen, z. B. *Diaptomus gracilis*, der auch als Nauplius ein höchst eleganter und rascher Schwimmer ist. Wie die Bedeutung dieser starren Borste im Sinne Woltereck (1913) zu finden ist, folgt unten.

B. Podoplea.

Will man das Prinzip der Metamorphose der Podopleen angeben, so muß man sagen, es besteht in einer möglichsten Konzentration der Entwicklung. Dies drückt sich einmal darin aus, daß ein Stadium unterdrückt ist, bzw. zwei Stadien zusammengezogen sind zu einem, und zum andern darin, daß die Nauplien untereinander wenig verschieden sind außer durch ihre Größe (die Segmente werden demnach regelmäßig angelegt). Gliedmaßen werden kaum neugebildet, und wenn doch, so entwickeln sie sich langsam; nur der erste Copepodid weist starke Verschiedenheiten gegen den vorhergehenden Nauplius auf. Hier entstehen Extremitäten aus ganz geringen Anlagen auf einmal beinahe in definitiver Gestalt. Mit diesem Verhalten wird die Entwicklung noch einmal konzentriert, indem die Copepodidstufen gewissermaßen ausgeschaltet werden, oder doch vorweggenommen, ähnlich, wie der erste Podopleennauplius die Eigenschaften der beiden ersten Nauplien der Gymnopleen in sich vereinigt.

a) Fam. Cyclopidae.

(Cyclops strenuus Fischer.)

Fig. 8—13.

Die Cyclopidennauplien sind diejenigen Nauplien, die man am häufigsten beim Fangen in kleineren Gewässern erbeutet. Sie sind fast auf den ersten Blick durch ihren gedrungenen, starken Bau zu erkennen.

Die Form des Nauplius ist etwa die einer Birne, oval, auf dem ersten Stadium noch am ehesten einer Kugel angenähert. Die Streckung in die Länge erfolgt recht langsam, sie steigt von 1,56 im ersten auf 1,90 im letzten Naupliusstadium, immer die Breite als Einheit genommen. Eine Segmentierung ist kaum zu sehen, auch bei den älteren Larven nicht. Die Anlagen der Gliedmaßen nach der ersten

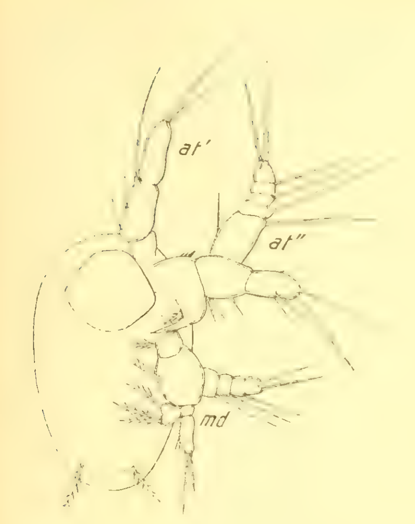


Fig. 8.
Cyclops strenuus, Orthonauplius.

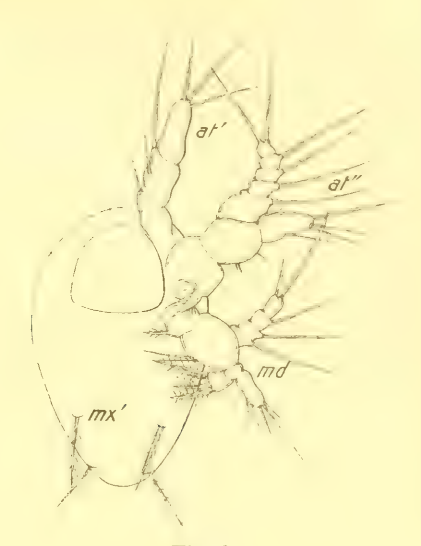


Fig. 9.
Cyclops strenuus, 1. Metanauplius.

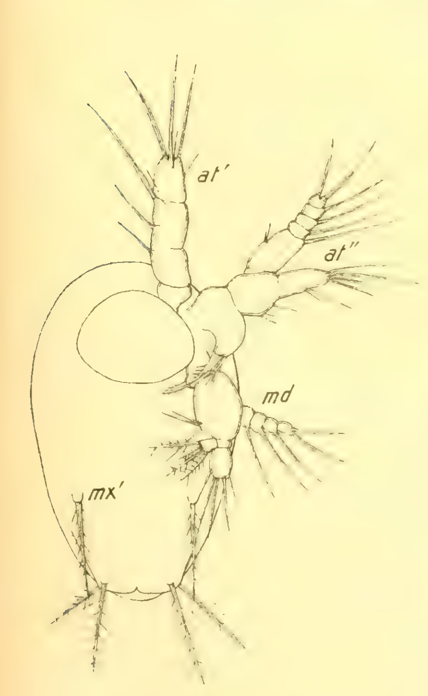


Fig. 10.
Cyclops strenuus, 2. Metanauplius.

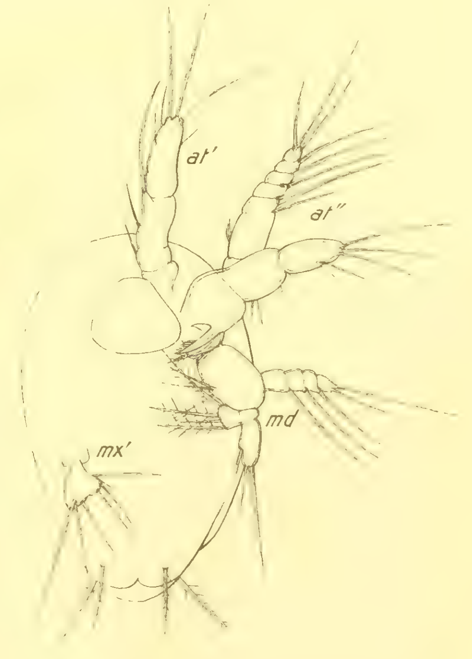


Fig. 11.
Cyclops strenuus, 3. Metanauplius.

Maxille erfolgen sehr spät und sehr spärlich, so daß die einzelnen Nauplien voneinander nur um wenig verschieden sind, außer durch ihre Größe, obwohl ein Stadium weniger vorhanden ist als bei *Diaptomus*.

Ferner sehen wir die erste Maxille bereits nach der ersten Häutung angelegt, bei den Gymnopleen erst nach der zweiten. Diesen



Fig. 12.
Cyclops strenuus, 4. Metanauplius.

Fig. 13.
Cyclops strenuus, 1. Copepodid.

Befund erhielt Oberg auch bei seinem Cyclopiden *Oithona similis* Claus. Es erscheinen also die Extreme, wie gesagt, gewissermaßen auf den Anfang und das Ende konzentriert. Wie weit dies für die einzelnen Organe gilt, wird bei der Besprechung der Entwicklung der einzelnen Gliedmaßen erörtert werden.

Die Furcalbewaffnung ist bei den Arten recht variabel; hier hat

wohl später die Aufstellung der Speziescharaktere einzusetzen. Allgemein sei nur gesagt, daß im fünften Stadium die fünf Borsten auftreten, die dann auch der Copepodid trägt.

Die Podien sind gegen die Diaptomusgliedmaßen ziemlich verschieden gebaut. Die erste Antenne behält am Ende des distalen Gliedes konstant drei Borsten, die ganze Antenne bleibt kurz; eine so ausgesprochen ruderblattähnliche Ausbildung, wie sie bei *Diaptomus* und den übrigen Centropagiden und Calaniden statthat, erfolgt nicht. Haltung und Gebrauch sind allerdings gleich. Bei der zweiten, der eigentlichen Ruderantenne, sind im Exopoditen die beiden ersten Glieder verschmolzen.

Die Mandibel ist für die Cyclopiden äußerst charakteristisch durch die Ausbildung der Lade des Endopoditen. Dieses Endopodit hat sich vom Glied erhoben, ist selbständig beweglich geworden und trägt anfänglich drei, dann vier ganz charakteristisch geformte, starke, mit kräftigen Fiedern besetzte Kauhaken, die säbelklingenartig, leicht gekrümmt nach innen ragen.

Die zweite Maxille und der Maxillarfuß sind noch auf dem letzten Stadium kaum als Wülste angedeutet; aber auch von den drei Schwimmfußpaaren haben sich nur zwei flossenartig entwickelt, von dem dritten ist keine Spur zu sehen.

Die Umbildung der Gliedmaßen beim »Sprung« vom letzten Metanauplius zum ersten Copepodiden verläuft wesentlich anders als bei den Gymnopleen. Bei den Cyclopiden findet teilweise eine ganz enorme Rudimentation einzelner Glieder bis zur beinahe endgültigen Gestalt statt; so verschwindet das Exopodit der zweiten Antenne fast völlig, ebenso das der Mandibel. Anderseits entstehen zweite Maxille und Maxillarfuß in fast vollständig definitiver Form, wie aus dem Nichts.

Dadurch zeigt *Cyclops* als Copepodid ein Aussehen, das viel mehr an das Bild des Adulten mahnt, als dies bei *Diaptomus* der Fall ist. Nur die erste Antenne und die Pleopodien erfahren beim Durchlaufen der Copepodidstadien noch weitgehende Veränderungen; aber selbst die Furca ist fast fertig; nur die erste Borste wird im zweiten Copepodidstadium ergänzt.

Alles in allem läßt dies ein Zusammendrängen der Entwicklung erkennen. Dies hat in einem Spezialfalle bei *Oithona similis* auch Oberg gesehen, und ich kann diesen Abschnitt mit seinen Worten schließen: »Die Metamorphose ist durch die Geringfügigkeit der Veränderungen während der Naupliuszeit und das ganz plötzliche Auf-

treten aller Copepoditen-Eigentümlichkeiten bei der kritischen Häutung eine völlig sprunghafte.«

b) Fam. Harpacticidae.

(Canthocamptus staphylinus Jurine.)

Fig. 14—19.

Die Nauplien der Canthocamptiden sind sofort kenntlich durch die mächtige Ausbildung des ungefähr kreisrunden Kopfschildes, unter dem die Gliedmaßen fast völlig verschwinden und nur die sehr langen Borsten des Exopoditen der Mandibel und des letzten Gliedes der ersten Antenne hervorragen.

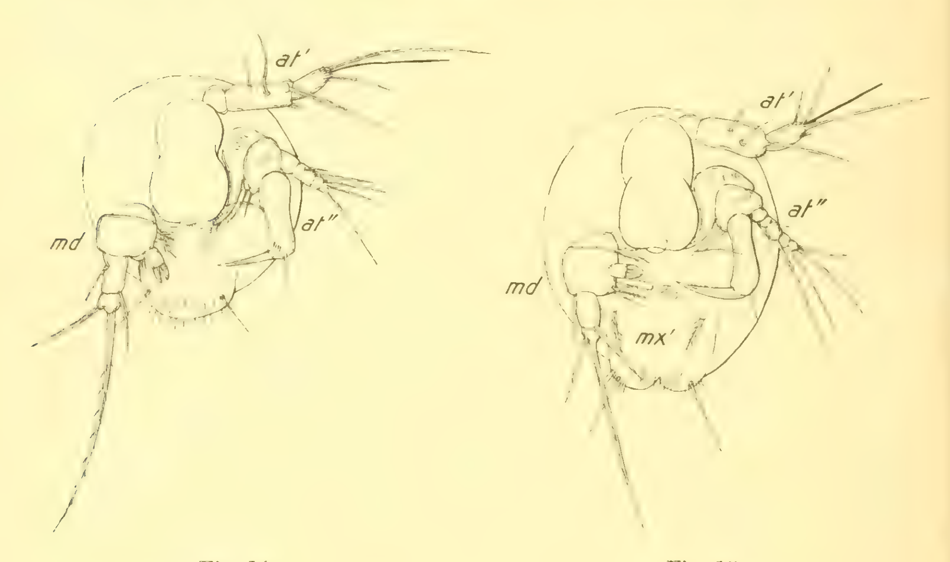


Fig. 14.
Canthocamptus staphylinus, Orthonauplius.

Fig. 15.
Canthocamptus staphylinus, 1. Metanauplius.

Der Nauplius ist sehr kurz, beinahe so breit als lang (1,05 : 1); von einer Gliederung ist kaum etwas zu bemerken. Das Kopfschild ist, wie eben erwähnt, fast kreisrund; dadurch erscheint der Nauplius beinahe scheibenförmig, denn er ist stark dorsoventral abgeplattet, mindestens doppelt so breit als hoch. Infolgedessen ist es unmöglich, ihn unter dem Deckglas in Seitenlage zu betrachten.

Die Ausbildung der Furca erfolgt ziemlich früh. Auf Stadium IV ist sie vollendet, bei der Metamorphose bleiben die Borsten alle unter teilweiser starker Streckung erhalten. Die Asymmetrie, die bei der mittelsten Furcalborste auftritt, ist individuell, betrifft bald die linke, bald die rechte Seite. Bei demselben Tier, soweit sie nicht ausgeglichen

wird in den Häutungen, bleibt die Asymmetrie natürlich gleichsinnig, stets links oder stets rechts, erhalten.

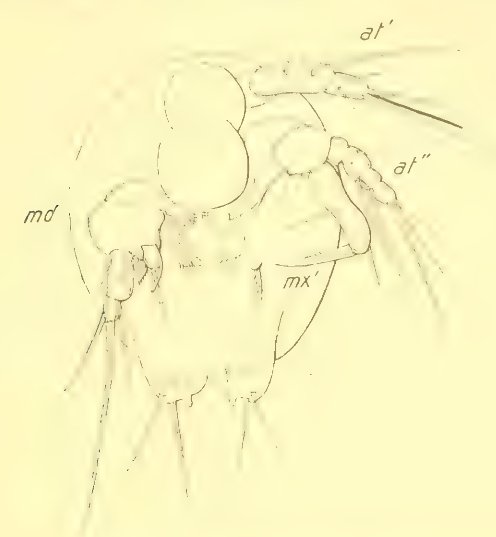


Fig. 16. *Canthocamptus staphylinus*, 2. Metanauplius.

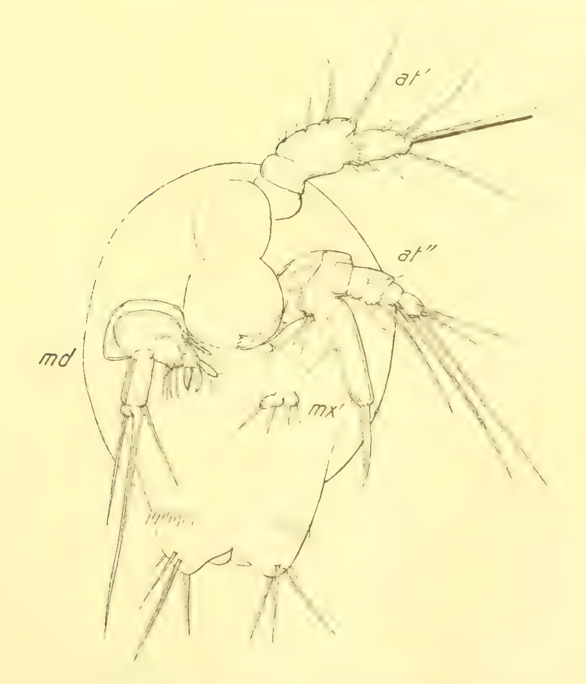


Fig. 17. *Canthocamptus staphylinus*, 3. Metanauplius.

Die Gliedmaßen haben alle gegenüber den beiden andern Familien, den Diaptomiden hauptsächlich, ihre Eigentümlichkeiten. Die ersten Antennen gleichen denen der Cyclopiden in der Art ihrer Endbewehrung: drei Anhänge in allen Stadien. Davon ist bereits im ersten Nauplius der eine ein feines Sinneshaar (in Fig. 14—19 schwarz

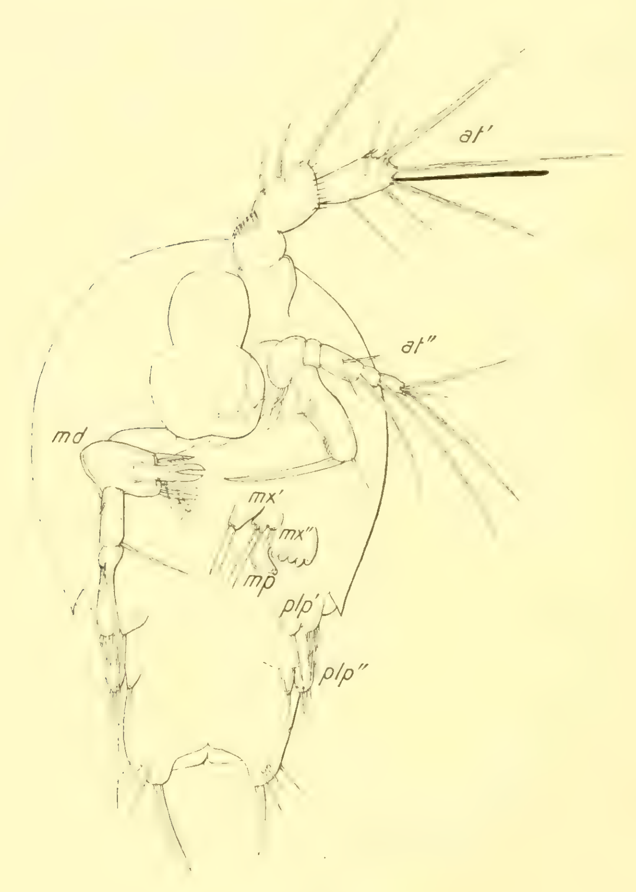


Fig. 18.

Canthocamptus staphylinus, 4. Metanauplius.

gezeichnet); dieses wird zu dem Sinneskolben am letzten Gliede der ersten Antenne des erwachsenen Tieres, der zweite Sinneskolben an der Ecke des vierten Gliedes erscheint im ersten Copepodidstadium zwischen der mittleren und distalen Borste des Schaftes.

Ein Merkmal mehr physiologischer Natur für die Harpacticiden-

nauplien besteht in der Rückziehbarkeit der ersten Antenne in ihrer Längsachse, so daß sie völlig unter dem Kopfschild verschwindet.

Die Besonderheit der zweiten Antenne ist die überaus starke Entwicklung der Endborste des Endopoditen. Sie ist eine breite, spitz ausgezogene Klinge, die sich wie ein Taschenmesser über 90° einschlagen läßt. Dörnchen auf der Innenseite erhöhen die Wehrbarkeit des Organs. Das Exopodit besteht, anders wie bei *Cyclops*, aus vier Gliedern.

Ganz charakteristisch ist die Mandibel gestaltet. Das Endit des Endopoditen, das bei *Cyclops* so mächtige Kauborsten trägt, fehlt völlig; dafür ist das ganze Endopodit umgemodelt zu einer Zange. Die beiden Endborsten sind recht starke, kurze und breite Messer geworden, beborstet und in ihrer Ansatzstelle beweglich wie eine Zange.

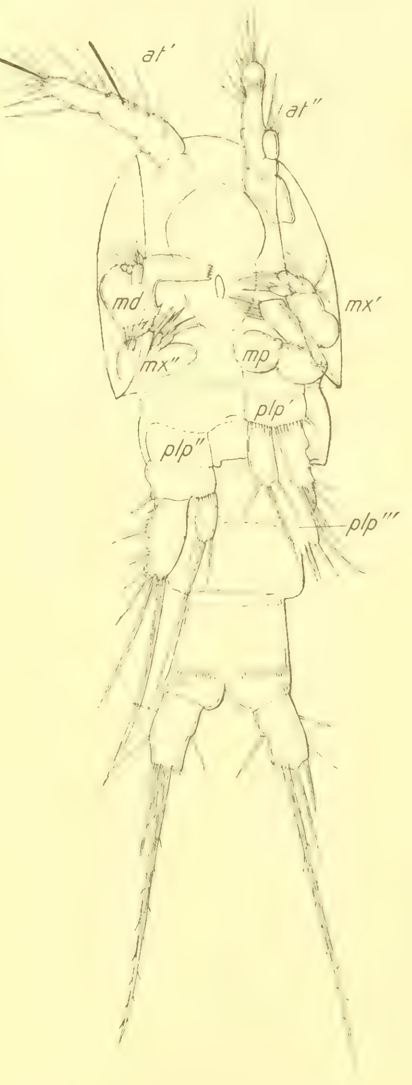


Fig. 19.
Canthocamptus staphylinus, 1. Copepodit.

Die erste Maxille tritt bereits im zweiten Naupliusstadium auf. Die zweite Maxille und der Maxilliped erscheinen am letzten Nauplius als gewulstete Höcker, um dann im ersten Copepodidstadium beinahe fertig aufzutreten. Auch hier läßt sich ähnlich, wie bei den andern Podopleen, den Cyclopiden, die Zusammendrängung der Entwicklung bemerken.

Fassen wir die Charakteristika der Nauplien der drei Familien zusammen, so ergeben sich folgende

2. Bestimmungsmerkmale.

Gymnoplea.

Diaptomidae.

Körper schlank, lateral zusammengedrückt, segmentiert. Erste Antenne mit drei bis elf Fiederborsten an dem breiten distalen Glied. Exopodit der zweiten Antenne 6—7gliedrig. Endopodit der Mandibel ohne abgesetztes Endit. Alle Metanauplien an der Furca mit zweigespaltenem, dorsalen Sinneshaar.

Podoplea.

Körper gedrungen, nicht seitlich komprimiert, undeutlich segmentiert. Erste Antenne am Endglied nur mit drei großen Fiederborsten.

Cyclopidae.

Körper oval, im Querschnitt rund. Erste Antenne schlank, ohne Sinneshaar am Ende. Endopodit der Mandibel mit deutlich abgesetzter, beweglicher Lade, mit drei bis vier sehr kräftigen, bedornten Kauhaken. Endopodit der zweiten Antenne eingliedrig mit zwei Endborsten. Von den Borsten der Endglieder der ersten Antenne, des Exopodit der zweiten Antenne und des Exopoditen der Mandibel ist keine im Vergleich mit den andern besonders lang.

Harpacticidae.

Körper rund, dorsoventral stark abgeplattet, erste Antenne kurz gedrungen, zwischen den Endborsten ein feines Sinneshaar, Antennen rückziehbar in den Körper. Endopodit der Mandibel eingliedrig, Endborsten zu einer Zange umgebildet. Endopodit der zweiten Antenne eingliedrig, mit zwei Endborsten, von denen die innere zu einer weit einklappbaren Messerklinge sich gestaltet hat. Endborsten der ersten Antenne, der Exopodite der zweiten Antenne und Mandibel ungleich entwickelt, die eine besonders lang; namentlich die des Mandibelexopoditen sehr viel ($2^1/_2$—3mal) länger als der ganze Außenast, so daß sie weit über den Körper hinausragt.

3. Tabellen der morphologischen Entwicklung.

Die Tabellen sind in ihrer Anlage von Oberg übernommen, hin und wieder ist etwas verändert. Seine Einteilung ist die naturgemäß gegebene: eine Betrachtung sämtlicher Gliedmaßen unter Auflösung in ihre Bestandteile. Durch das im wesentlichen gleiche Schema sind auch die Resultate der Obergschen Untersuchung mit meinen direkt im einzelnen vergleichbar.

Die Tabellen haben zerlegt werden müssen, und zwar gehört die zweite Hälfte (B) jedesmal direkt unter die erste (A). So ist es erreicht worden, daß ein Glied durch die ganze Entwicklungsreihe verfolgt werden kann; der Bau eines Stadiums ist allerdings nicht ohne weiteres übersehbar.

Die Tabellen folgen so aufeinander:

Diaptomus vulgaris	Tab.	I A	(obere Hälfte)	S. 278, 279,
	»	I B	(untere Hälfte)	S. 280, 281,
Cyclops strenuus	»	II A	(obere Hälfte)	S. 282, 283,
	»	II B	(untere Hälfte)	S. 284, 285,
Canthocamptus staphylinus	»	III A	(obere Hälfte)	S. 286, 287,
	»	III B	(untere Hälfte)	S. 288, 289.

4. Vergleichende Besprechung der Stadien.

Die Zahl der Nauplien beträgt, wie oben gesagt, bei den Gymnopleen sechs, und ebenso groß ist die Zahl der Copepodide, wenn man das geschlechtsreife Tier darin einbegreift; dagegen besitzen die Podopleen nur fünf Nauplien und sechs Copepodide. Jedes Stadium geht aus dem vorhergehenden durch eine Häutung hervor, da nur so eine Vergrößerung des Chitinpanzers, und das sind doch neue Borsten, erfolgen kann.

A. Die Orthonauplien.

Fig. 1, 2, 8, 14 (S. 265, 269, 272).

In der Zahl der Orthonauplien oder Nauplien im engeren Sinne unterscheiden sich die beiden Unterordnungen: die *Gymnoplea* haben zwei Orthonaupliusstadien, die *Podoplea* nur eines.

Das erste Naupliusstadium ist bei allen drei Familien recht ähnlich gebaut, so ähnlich, daß es schwer fällt, *Cyclops* und *Diaptomus* ohne weiteres auseinanderzuhalten; *Canthocamptus* unterscheidet sich durch seinen gesamten Habitus.

Die Nauplien haben ungefähr die Größe und auch die Form des Eies behalten, dem sie entschlüpfen. Auch *Diaptomus* ist noch relativ rund gebaut, wenn auch seine spätere Schlankheit schon angedeutet ist.

Alle Orthonauplien besitzen nur drei Gliedmaßenpaare, die alle unter dem Kopfschilde liegen; ja der ganze Körper wird von diesem überdeckt, nur bei *Canthocamptus* ragt er eine Spur darüber hinaus.

Bei *Cyclops* und *Canthocamptus* ist der Körper gegen das Kopf-

Tabelle I A.

	Stadium	I. 1. Orthonauplius	II. 2. Orthonauplius	III. 1. Metanauplius
	Länge Breite Länge zu Breite (Breite = 1	0,157 mm 0,090 mm 1,74	0,195 mm 0,102 mm 1,91	0,236 mm 0,110 mm 2,15
Körper	Allgemeines Aussehen	Elliptisch, lang gestreckt, die Gliedmaßen überragen das Kopfschild	wie Stad. I, der Körper tritt unter dem Kopfschild hervor	wie Stad. II, weiter in die Länge gestreckt.
	Zahl der Segmente: überhaupt	3	4	5
	Zahl der Segmente: unt. d. Kopfschild	3	3	4
	Zahl der Segmente: frei	0	1	1
	Zu welcher Extremität gehört das erste freie Segment?		Analsegment	Analsegment
	Furcalbewehrung	eine kurze Borste jederseits	wie Stad. I, zwei Reihen Dornen	einPaar Endborsten, dazu ein Paar zweigespaltene Sinneshaare
I. Antenne	Zahl der Abschnitte	3	3	3
	I. Abschnitt: Wirbel	kurz cylindrisch, unbewehrt	wie Stadium I	wie Stadium I
	II. Abschnitt: Schaft	3 Borsten, die distalste die stärkste	wie Stadium I, zwischen der minder tiefe	
	III. Abschn.: Blatt — Zahl der Borsten am Ventralrand	0	0	1
	III. Abschn.: Blatt — Zahl der Borsten am Dorsalrand	0	1	2
	III. Abschn.: Blatt — Zahl der Borsten am Ende	3	3	3
II. Antenne	Coxale	Lade mit schwachem Haken und Borste	Lade mit zwei kräftigen Kauhaken	wie Stadium II, aber noch stärker
	Basale	proximale Lade mit schwachem Haken, distale Lade eine Borste	proximale Lade ein kräftigen Haken und eine Borste, distale Lade eine Borste	proximale Lade ein Haken und zwei Borsten, distale Lade eine Borste
	Endopodit	Auf allen Stadien eingliedrig, Lade der Endborsten		
		2	3	3
	Exopodit	sechsgliedrig, Glied 2 das längste Glied, 2—5 mit je einer Fiederborste, letztes Glied mit zwei Endborsten	wie Stadium I	siebengliedrig, mit 3 Endborsten, im übrigen wie Stadium I
Mandibel	Coxale	Lade mit einer kräftigen Borste angedeutet	Lade deutlich mit kräftigen Kauhaken	wie Stadium II
	Basale	Lade durch Vorwölbung mit zwei Borsten kenntlich	Lade mit zwei Borsten von stärkerer Gestalt	Lade mit vier schlanken Borsten

Diaptomus vulgaris.

IV. 2. Metanauplius	V. 3. Metanauplius	VI. 4. Metanauplius	VII. 1. Copepodid
0,264 mm	0,297 mm	0,362 mm	0,522 mm
0,121 mm	0,130 mm	0,140 mm	0,167 mm
2,19	2,28	2,59	3,12
wie Stadium III.	wie Stadium IV	wie Stad. V, aber ganz auffälliges Langstrecken	Im Prinzip Diaptomusgestalt erreicht, im äußeren Habitus Anklang an Cyclops (kurze 1. Antenne, ungleich lang gefiederte Furca).
6	7	10	11
5	5	6	6
1	2	4	5
Analsegment	Maxilliped	1. Pleopod	1. Pleopod
wie Stadium III	wie Stadium III	wie Stadium III, dazu ein Paar Endborsten	Die Borsten Nr. 2 und 4 werden übernommen, ebenso das Sinneshaar am Innenrand. Endborste Nr. 3 und ein Randdorn entstehen neu.
3	3	3	10
wie Stadium I	wie Stadium I	wie Stadium I	wie Stadium I, aber mit einer Borste
proximalen und mittleren Borste deutet eine mehr oder Einschnürung den Zerfall in zwei Glieder an			zerfällt in die Glieder Nr. 2 und 3.
3	4	5	zerfällt in sieben Glieder über Borstenverteilung siehe S. 296.
4	6	8	
3	3	3	
wie Stadium III	wie Stadium III	wie Stadium III, aber bereits schwächer	Lade völlig geschwunden
wie Stadium III	wie Stadium III	wie Stadium III	Kauhaken schwindet. Die proximale Lade bleibt erhalten mit zwei Borsten, ebenso die distale, hat sich nicht zum Endopoditen abgegliedert.
durch eine Anzahl Borsten angedeutet, Zahl wechselt, sie beträgt:			Das Glied bleibt als Endglied erhalten, die Zahl der Borsten nimmt zu.
3	5	4	
wie Stadium III, aber Glied 2 mit 3 Fiederborsten	wie Stadium IV	wie Stadium IV	Das Exopodit bleibt erhalten, ist sechsgliedrig, die Verschmelzungen der einzelnen Glieder sind andere.
Lade als Kaulade mächtig entwickelt, mit Reibfläche, auf dem Rücken der Lade eine Borste	wie Stadium IV	wie Stadium IV	Etwa definitive Form, nur alles schwächer ausgebildet.
wie Stadium III	wie Stadium III	wie Stadium III, aber stärker beborstet	Die Form hat sich kaum geändert, da sie bereits der definitiven nahe kam.

Tabelle I B.

	Stadium	I. 1. Orthonauplius	II. 2. Orthonauplius	III. 1. Metanauplius
Mandibel	Endopodit	Eingliedrig, zwei Endborsten, Laden durch zahlreiche Borsten an der Innenseite ersetzt	Wie Stadium I, aber drei Endborsten	Wie Stadium II
	Exopodit	In gleicher Weise angelegt durch alle Stadien: drei Endborsten, wie		
I. Maxille	Coxale			Höcker mit einer gekrümmten Fiederborste
	Basale			
	Endopodit			
	Exopodit			
II. Maxille	Allgemeines Aussehen, Erkennbarkeit der späteren Teile			
Maxillarfuß	Allgemeines Aussehen			
I. Schwimmfuß	Allgemeines Aussehen			
	Endopodit			
	Exopodit			
II. Schwimmfuß	Allgemeines Aussehen			
	Endopodit			
	Exopodit			
Schwf. III.	Allgemeines Aussehen			

Diaptomus vulgaris.

IV. 2. Metanauplius	V. 3. Metanauplius	VI. 4. Metanauplius	VII. 1. Copepodid
Wie Stadium II	Wie Stadium II, Innenseite sehr reich bewehrt, vier Endborsten	Wie Stadium IV	Die Lade ist deutlich, trägt drei Borsten
viergliedrig mit je einer Fiederborste, das Endglied mit I. Stadium nur zwei.			unverändert
Als Wulst vorhanden (Protopodit)	Wie Stadium IV	Deutlich von einander geschieden. Basale mit Endit und Borsten	Die Extremität hat sich in ihrer Ausbildung der Gestalt des Erwachsenen angenähert, hat die volle Borstenzahl noch nicht erreicht, die Verteilung der Borsten auf die Endite (Lobi) ist erkennbar, dazu s. S. 303
Endo- und Exopodit deutlich geschieden, mit je 3 Endborsten, das Endopodit außerdem eine Lateralborste	Reicher bewehrt, einzelne Laden mit ihren Borsten erkennbar	Sehr reich bewehrt, namentlich auf der Innenseite	
	Höcker mit zwei Anhängen und kleine Dornen	Die Extremität hat ungefähr die Gestalt des 1. Copepodiden angenommen: ein flächenhaft entwickeltes Organ mit reicher Beborstung auf der Innenseite, die Einteilung der Lobi ist aber noch nicht zu sehen	Hat ungefähr die Gestalt des adulten Tieres angenommen
		Wulst mit zwei Anhängen	Hat ungefähr die Gestalt des adulten Tieres angenommen
		Flossenförmig, zweilappig Drei Spitzen (Zipfel) Drei Spitzen, zwei am Ende, eine am Außenrand	Zweiästig, Protopodit zweigliedrig Eingliedrig, zwei End-, eine Randborste Eingliedrig, drei End-, eine Innenrandborste, einen Außenranddorn
		Flossenförmig, zweilappig Zwei Spitzen Drei Spitzen, zwei am Ende, eine am Außenrand	Zweiästig, Protopodit zweigliedrig Drei Endborsten, eine Innenrandborste Vier Endborsten, zwei Außenranddorne
		Ein ganz schwacher Wulst	Wie Schwimmfuß II auf Stadium VI.

Tabelle II A.

	Stadium	I. Orthonauplius	II. 1. Metanauplius
Körper	Länge Breite Länge: Breite (Breite = 1)	0,167 mm 0,107 mm 1,56	0,213 mm 0,131 mm 1,76
	Allgemeine Gestalt	oval, schwach birnförmig, Querschnitt etwa kreisförmig	wie Stadium I
	Zahl der Segmente: überhaupt	4	5
	Zahl der Segmente: unter dem Kopfschild	4	5
	Zahl der Segmente: frei	0	0
	Zu welcher Extremität gehört das erste freie Segment?		
	Furcalbewehrung	beiderseits eine Borste	wie Stadium I
I. Antenne	Zahl der Abschnitte	3	3
	I. Abschnitt: Wirbel	kurz, cylindrisch, unbewehrt	wie Stadium I
	II. Abschnitt: Schaft	durch alle Stadien unverändert: etwas die stärkste, die kommende Zer	
	III. Abschnitt: Blatt — Zahl der Borsten am Ventralrand	0	0
	III. Abschnitt: Blatt — Zahl der Borsten am Dorsalrand	0	0
	III. Abschnitt: Blatt — Zahl der Borsten am Ende	2	3
II. Antenne	Coxale	Lade vorhanden, mit einem Kauhaken	Lade vorhanden, aber mit 2 Kauhaken.
	Basale	durch alle Stadien unverändert: einfache	
	Endopodit	eingliedrig, Lade durch eine starke u. eine schwache Borste angedeutet, zwei Endborsten	wie Stadium I, aber
	Exopodit	sechsgliedrig, jedes Glied außer dem ersten eine Borste, Endglied zwei, das zweite Glied das längste	wie Stadium I
Mandibel	Coxale	unverändert durch alle Stadien;	
	Basale	unverändert durch alle Stadien;	

Cyclops strenuus.

III. 2. Metanauplius	IV. 3. Metanauplius	V. 4. Metanauplius	VI. 1. Copepodid
0,233 mm 0,129 mm 1,80	0,269 mm 0,147 mm 1,83	0,309 mm 0,165 mm 1,90	0,520 mm 0,201 mm 2,60
wie Stadium I	wie Stadium I Streckung in die Länge, Abdomen überragt das Kopfschild	wie Stadium IV	Im Prinzip die Gestalt des Erwachsenen, nur mit weniger Segmenten.
6 6 0	7 7 0	10 6 4	11 6 5
		1. Pleopod	1. Pleopod
ein laterales Borstenpaar legt sich an, dazu zwei schwache Dorsaldornen	wie Stadium III	wie Stadium IV, aber noch je eine Borste und ein Randdorn	Die Furca wird bis auf die innerste Borste, die erst im zweiten Copepodidstadium erscheint, definitiv. Im einzelnen s. S. 307.
3	3	3	6
wie Stadium I	wie Stadium I	wie Stadium I	Der Wirbel bleibt als erstes Glied erhalten, erhält drei Borsten.
komprimiert, mit drei Fiederborsten, von denen die distalste, legung in Teilglieder durch Einschnürung oft angelegt			Der Schaft zerfällt in zwei Glieder, drei neue Borsten treten hinzu.
2 ganz schwache 2 schwache 3	3 schwache, kurze 4 schwache 3	6 schwache 4 schwache 3	Das Blatt zerfällt in drei Glieder; über die Verteilung d. Borsten s. S. 297.
wie Stadium II	wie Stadium II, aber noch eine Borste	wie Stadium IV	Lade und Bewehrung schwinden vollständig.
proximale Lade eine Doppelborste, distale Lade eine Borste			Die Verwachsung mit dem ersten Glied des Endopoditen wird aufgegeben. Beide Laden durch Borsten angedeutet.
zu den zwei Endborsten ist noch eine Nebenborste getreten			dreigliedrig: das vom Basale freigewordene Glied und das ursprüngliche Endglied, das sich nochmals teilt; reiche Bewehrung.
siebengliedrig, doch das dritte Glied mit dem zweiten meist verschmolzen, sodaß das zweite zwei Fiederborsten trägt			fast vollkommene Reduction: ein runzliger Höcker mit einer Borste.
Lade mit einer gefiederten Borste			Coxale und Basale sind nicht von einander zu trennen; die Fiederborste der Coxallade schwindet; die Kaulade tritt ganz plötzlich in der Form des Erwachsenen auf.
proximale und distale Laden durch je eine starke und schwache Borste vertreten			

Tabelle II B.

	Stadium	I. Orthonauplius	II. 1. Metanauplius
Mandibel	Endopodit	zweigliedrig, das erste Glied mit stark Kauborsten mit starker Fiederung trägt; Endborsten	
	Exopodit	unverändert durch alle Stadien: vier	
I. Maxille	Coxale		Ein Höcker beiderseits mit je einer starken Fiederborste
	Basale		
	Endopodit		
	Exopodit		
II. Maxille	Allgemeines Aussehen. Erkennbarkeit der späteren Teile		
Maxillarfuß	Allgemeines Aussehen		
I. Schwimmfuß	Allgemeines Aussehen		
	Endopodit		
	Exopodit		
II. Schwimmfuß	Allgemeines Aussehen		
	Endopodit		
	Exopodit		
III. Schwimmfuß	Allgemeines Aussehen		

Cyclops strenuus.

III. 2. Metanauplius	IV. 3. Metanauplius	V. 4. Metanauplius	VI. 1. Copepodid
entwickelter, beweglicher Lade, die drei, dann vier mächtige das zweite Glied mit zwei, bei den Metanauplien mit drei und zwei Innenborsten			stark reduziert; ein zweigeteilter, runzliger Hökker mit zwei Borsten ist der Rest.
Glieder mit je einer Fiederborste, das Endglied außerdem mit einer Endborste			völlig geschwunden.
wie Stadium II	Ein Wulst: Protopodit	wie Stadium IV, nur eine Borste auf der Innenseite ist aufgetreten	Die Extremität ist plötzlich in beinahe definitiver Form aufgetreten. Coxale und Basale sind nicht mehr abgesetzt. Die Coxallade wird durch drei Borsten angedeutet. Die stärkste Bewehrung zeigt der Lobus internus III.
	Endo- und Exopodit sind schwach, aber doch deutlich durch eine Kerbe getrennt: drei Endborsten, zwei Lateralborsten	wie Stadium IV	Endo- und Exopodit sind durch je ein Glied repräsentiert mit drei bis vier Borsten. Ein Epipodialanhang fehlt.
	drei Endborsten	wie Stadium IV	
		Ein Wulst ohne jeden Anhang	Unvermittelt in fast völlig definitiver Form aufgetreten.
		Ein Höcker	Ganz unvermittelt in endgültiger Gestalt gebildet.
		flossenförmig, zweilappig, Protopodit angedeutet	zweiästig mit je einem Glied, Protopodit zweigliedrig.
		zwei Endborsten, ein Randdorn	eingliedrig, aus den angelegten Borsten entstehen End- und Innenrandborsten.
		drei Endborsten, ein Randdorn	eingliedrig, aus den angelegten Borsten entstehen zwei End- und zwei Innenrandborsten.
		flossenförmig, zweilappig	wie beim I. Schwimmfuß.
		zwei Borsten	wie beim I. Schwimmfuß.
		drei Borsten	wie beim I. Schwimmfuß.
		nicht bemerkbar	wie Schwimmfuß II auf Stadium V.

Tabelle III A.

	Stadium		I. Orthonauplius	II. 1. Metanauplius
Körper	Länge Breite Länge : Breite (Breite = 1)		0,088 mm 0,084 mm 1,05	0,119 mm 0,112 mm 1,06
	Allgemeine Gestalt		fast kreisrund, stark dorsoventral abgeplattet, Rückenschild kreisrund, Körper darunter verborgen, bis auf eine geringe Spur	wie Stadium I
	Zahl der Segmente	überhaupt	4	5
		unter dem Kopfschild	4	5
		frei	0	0
	Zu welcher Extremität gehört das erste freie Segment?			
	Furcalbewehrung		jederseits eine kurze Borste	wie Stadium I, Furca schwach geteilt
I. Antenne	Zahl der Abschnitte		3	3
	I. Abschnitt: Wirbel		kurz, cylindrisch, unbewehrt	wie Stadium I
	II. Abschnitt: Schaft		Nicht komprimiert,	wie bei Diaptomus. wachsen, alle stark
	III. Abschnitt: Blatt	Zahl der Borsten am Ventralrand	0	0
		Zahl der Borsten am Dorsalrand	0	0
		Zahl der Borsten am Ende	zwei und ein Sinneshaar dazu	wie Stadium I, aber drei Borsten
II. Antenne	Coxale		mit wohl entwickelter Kaulade mit gezähnter Reibfläche	wie Stadium I, auf
	Basale		Unverändert durch	alle Stadien: Die schwachen,
	Endopodit		Unverändert durch	alle Stadien: ein Sinnesborste vertreten. Zwei End ein
	Exopodit		Unverändert durch	alle Stadien: vier Endglied und das zweite
Mandibel	Coxale			Unverändert durch alle Stadien:
	Basale		Fast unverändert	durch alle Stadien: bis vier

Canthocamptus staphylinus.

III. 2. Metanauplius	IV. 3. Metanauplius	V. 4. Metanauplius	VI. 1. Copepodid
0,135 mm 0,121 mm 1,12	0,157 mm 0,126 mm 1,33	0,233 mm 0,157 mm 1,48	0,303 mm 0,096 mm 3,15
rund oval, wie Stadium I. Körper ragt unter dem Rückenschild vor	Körper weiter verlängert, so daß Furca und After unter dem Schild völlig hervorsehen	oval. Von den Schwimmfüßen an ragt der Körper unter dem Rückenschild hervor, ohne Gliederung	Im Prinzip die Gestalt des adulten Tieres.
6	7	10	11
6	7	6	6
0	0	4	5
		1. Pleopod	1. Pleopod.
ein Paar Lateralborsten, sonst wie Stadium I, Furca deutlich geteilt, an der Innenseite je ein Höcker	wie Stadium III, außerdem ein Paar Endborsten und ein Paar Dorsaldornen	wie Stadium IV, dazu noch je ein Randdorn	im wesentlichen definitive Anlage.
3	3	3	
wie Stadium I	wie Stadium I	wie Stadium I	Der Wirbel bleibt als erstes Glied erhalten.
Drei Borsten, die alle senkrecht aus dem Gliede heraus- ausgebildet, die distalste aber doch die stärkste.			Der Schaft teilt sich in zwei Glieder. Nr. 2 und 3 Glied drei erhält den zweiten Sinneskolben.
1 1 wie Stadium II	1 2 wie Stadium II	3 5 wie Stadium II	Das Blatt hat sich nicht geteilt.
der Rückenseite deutet eine schwache Borste die distale Lade an			Die Lade schwindet völlig mit ihrer Borste.
beiden Laden deutlich angelegt, mit je einer langen, geschwungenen Borste bewehrt			die distale Lade durch eine Borste vertreten, die proximale unbewehrt.
gliedrig, lang cylindrisch, Kaulade durch eine lange, feine borsten, von denen die innere wie ein Taschenmesser um Gelenk einklappbar ist			Das Glied behält seine Schlankheit, legt eine Menge neue Borsten an.
gliedrig, mit je einer nur spärlich gefiederten Borste, das Glied außerdem noch je zwei Borsten			stark reduziert, ein kleines Glied mit zwei Borsten.
Lade mit einer gefiederten Borste proximale Lade ein Pinselhaken, distale Lade durch drei parallelstehende Borsten angedeutet			Coxale und Basale verschmelzen miteinander; die mächtig entwickelte Kaulade tritt in fast endgültiger Form auf.

Tabelle III B.

	Stadium	I. Orthonauplius	II. 1. Metanauplius
Mandibel	Endopodit	Unverändert durch alle Stadien: ein weglichen Flügeln einer	
	Exopodit	Unverändert durch alle Stadien: durch zum Rudern ungeeignet. Die Endborste	
I. Maxille	Coxale		Auf einem Höcker eine furcalwärts gerichtete Fiederborste entsteht auf dem Platz der künftigen Maxille
	Basale		
	Endopodit		
	Exopodit		
II. Maxille	Allgemeines Aussehen, Erkennbarkeit der späteren Teile		
Maxillarfuß	Allgemeines Aussehen		
I. Schwimmfuß	Allgemeines Aussehen		
	Endopodit		
	Exopodit		
II. Schwimmfuß	Allgemeines Aussehen		
	Endopodit		
	Exopodit		
III. Schwimmfuß	Allgemeines Aussehen		

Canthocamptus staphylinus.

III. 2. Metanauplius	IV. 3. Metanauplius	V. 4. Metanauplius	VI. 1. Copepodid
gliedrig, kurz, die beiden Endborsten zu kurzen, leicht be- Zange geworden, die mit Dornen bewehrt sind			stark reduziert bis auf einen Höcker mit zwei Borsten.
Verschmelzung zweigliedrig mit je zwei Fiederborsten, aber riesig lang, reicht bis über die dreifache Länge des Exopoditen hinaus			völlig geschwunden.
wie Stadium I	Ein Wulst: Protopodit	wie Stadium IV	Coxale und Basale verschmelzen miteinander. Endit des Coxale durch drei Haken vertreten, ebenso die beiden anderen Endite.
	durch einen Einschnitt schwach geteilt — mit zwei endständigen Borsten	wie Stadium IV, aber drei End- und zwei Seitenborsten	je ein Glied mit drei bis vier Borsten.
	mit drei endständigen Borsten	wie Stadium IV	
		breiter Höcker mit vier bis fünf Vorwölbungen am Rand	erscheint plötzlich in ungefähr definitiver Gestalt.
		länglicher Wulst mit einer stumpfen Vorwölbung	in definitiver Gestalt.
		flossenförmig, zweilappig	zweiästig wie beim erwachsenen Tier. Protopodit zweigliedrig.
		mit einer Borste (Zipfel)	drei endständige Borsten.
		mit vier Borsten, 2 lange, 2 kurze	drei End- und drei Außenrandborsten.
		flossenförmig, zweilappig	wie I. Schwimmfuß.
		mit einer Borste (Zipfel)	wie I. Schwimmfuß.
		drei Borsten, zwei lange, eine kurze	wie I. Schwimmfuß.
		nicht angedeutet	wie der zweite Schwimmfuß auf Naupliusstad. V.

schild abgesetzt, wenn auch undeutlich. Aber undeutliche Segmentierung ist überhaupt eine Eigenart der Podopleennauplien. Das Analsegment ist also angelegt. Daher müssen wir für *Cyclops* und *Canthocamptus* von vornherein vier Segmente annehmen, während *Diaptomus* im ersten Naupliusstadium nur drei Segmente und erst im zweiten deren vier aufweist.

Bei allen drei Familien bildet je eine Borste jederseits die gesamte Furcalbewehrung; nur bei *Canthocamptus*, der sich ja überhaupt durch Borsten- und Dornenreichtum auszeichnet, treten zwei Reihen feiner Dornen auf, ein Verhalten, das sich auf dem zweiten, viersegmentigen Stadium von *Diaptomus* wiederholt.

Die drei ersten Gliedmaßen sind im Prinzip bereits als Naupliusgliedmaßen fertig angelegt; sie zeigen natürlich nicht die volle Zahl der Glieder und Borsten. Dies ist besonders bei *Diaptomus* der Fall: die Bewehrung der zweiten Antenne und der Mandibel ist recht mangelhaft; die Endite (Kauladen) sind nur durch relativ schwache Borsten ersetzt. Hier tritt die stärkere Bewehrung erst auf Stadium II, dem zweiten Orthonauplius ein.

Bei Cyclopiden und Harpacticiden sind die kräftig entwickelten Coxalladen an den beiden Mundgliedmaßen bereits von vornherein da. Dies ist ein Befund, den auch Oberg für seinen einzigen Podopleen, *Oithona*, erhalten hat. Es ist bei den Podopleen eben auf den ersten und einzigen Nauplius das konzentriert, was bei den Gymnopleen auf die beiden Orthonauplien verteilt ist.

Infolgedessen ist es mir auch anfänglich gar nicht einleuchtend gewesen, warum Oberg den scharfen Unterschied zwischen dem ersten Nauplius und allen übrigen macht. Er schreibt bei der Besprechung des Stadiums II: »Mit diesem Stadium haben die Nauplien die Gestalt, wenn auch nicht die Größe erreicht, die sie durch fünf Stadien hindurch in den wesentlichen Zügen festhalten und nur ganz allmählich ändern«. Nach meinen Befunden war die Gestalt der Nauplien bereits im ersten Stadium gegeben.

Fassen wir zusammen:

Diaptomus	1. Stadium: drei Segmente, schwache Kaulade,
	2. Stadium: vier Segmente, starke Kaulade,
Cyclops und *Canthocamptus*	Orthonauplius vier Segmente, starke Kaulade,

so können wir wohl behaupten, daß beide Stadien bei den Podopleen zusammengezogen sind. Die Konzentration der Entwicklung werden wir im weiteren Verlauf der Metamorphose noch mehrfach sehen.

Man könnte mir hier den Einwand machen, ich hätte die ersten Stadien beider Familien übersehen. Dem möchte ich entgegenhalten, einmal, daß ich die Nauplien habe unter dem Deckglas schlüpfen sehen, zum andern einen Hinweis auf die Literatur. Zunächst, Oberg hat für *Oithona* auf Stadium II Anlagen der ersten Maxillen gefunden und betont die starke Entwicklung der Lade. Ja er beruft sich für diesen seinen Ergebnissen an den Gymnopleen nicht entsprechenden Befund geradezu auf Claus (1858), (Fig. 57—61). Claus hat eben geschlüpfte Nauplien mit starker Bewehrung gezeichnet. Ferner möchte ich auf Hoek (1877) hinweisen, der das Bild eines zweiten Nauplius (erster Metanauplius mit Anlage der Maxille) ausdrücklich als »Larve von *Canthocamptus staphylinus* nach einmaliger Häutung« bezeichnet.

B. Die Metanauplien.

Fig. 3—6, 9—12, 15—18 (S. 265, 266, 269, 270, 272—274).

Die Zahl der Metanauplien beträgt für alle drei Familien je vier. In diesem Teil der Metamorphose findet mehr oder minder langsam die Ausbildung der einzelnen Gliedmaßen statt. Aber auch hier sind tiefgreifende Unterschiede in dem Verhalten der Gymnopleen und Podopleen zu konstatieren. Während bei den Gymnopleen eine ziemlich konstante, gleichmäßig rasche Weiterbildung erfolgt — man betrachte z. B. die stetig sich steigernde Borstenzahl an dem Endglied der ersten Antenne oder die Entwicklung der ersten Maxille — so findet bei den Podopleen wieder eine Konzentration statt. Bei diesen treten die 2. Maxillen und die Maxillarfüße im letzten Naupliusstadium gerade andeutungsweise auf, während sie bei den Gymnopleen bereits reich entwickelt sind. Über den biologischen Wert dieser Erscheinung und ihre Begründung wird im dritten Teil dieser Arbeit zu handeln sein.

a) Das erste Metanaupliusstadium.

Fig. 3, 9, 15 (S. 265, 269, 272).

Der erste Metanauplius ist charakterisiert durch das Auftreten der ersten Maxille in Gestalt eines Höckers mit daraufsitzender starker, gefiederter Borste. In Parallele damit hat sich die Zahl der Segmente auf fünf erhöht. Diese sind nicht scharf getrennt, sondern bleiben unter das Kopfschild einbezogen. Nur bei *Diaptomus* kann

man allenfalls eine leichte Segmentierung erkennen. Eine Senkung des Hinterkörpers gegen das Kopfschild ist nicht zu bemerken.

Die Larven haben alle an Größe, namentlich an Länge erheblich zugenommen. Besonders bei *Diaptomus* tritt die Schlankheit des Baues hervor: Länge zu Breite verhalten sich wie 2,15 : 1.

Die Bewaffnung der Lade, die Beborstung der einzelnen Gliedmaßen hat sich an Stärke vergrößert oder an Zahl vermehrt.

In der Furcalbewaffnung ist bei den Podopleen keine Änderung eingetreten. Bei *Diaptomus* kommen in diesem Stadium die merkwürdigen, zweigespaltenen Sinneshaare auf der Dorsalseite zur Ausbildung, die sich in dieser Gestalt bis zum letzten Metanauplius erhalten und bei den Copepodiden und dem erwachsenen Tier am Innenrand als einfache Sinneshaare stehen.

b) Das zweite Metanaupliusstadium.

Fig. 4, 10, 16 (S. 265, 269, 273).

Der Körper ist in seiner Form derselbe geblieben; er hat nur weiter an Länge zugenommen und tritt deutlicher unter dem Kopfschild hervor. Der Abstand zwischen erster Maxille und der Furca hat sich vergrößert, ein Hinweis, daß ein neues, sechstes Segment angelegt ist, das der zweiten Maxille. Aber von der Extremität selbst ist auch nicht die geringste Andeutung in Form eines Höckers zu sehen. Die Entwicklung ist fortgeschritten, hat namentlich an der ersten Antenne des *Diaptomus* neue Borsten erscheinen lassen. Die erste Maxille ist bei den Podopleen auf dem Stande des ersten Metanauplius stehen geblieben, bei *Diaptomus* hat sie sich deutlich in Protopodit und daraufsitzenden Endo- und Exopodit gegliedert und vom Körper erhoben. Dies ist ein Beweis für die verschiedene Entwicklungsgeschwindigkeit der Gymno- und Podopleen.

In der Bewehrung der Furca hat sich bei *Diaptomus* nichts geändert, bei *Cyclops* und *Canthocamptus* sind zu den Endborsten noch je ein Paar Lateralborsten hinzugetreten. Bei *Cyclops* sind durch schwache Dornen auf dem Rücken die Dorsalborsten angedeutet, außerdem sind die Ansatzstellen der Endborsten von kleinen Zähnen umsäumt. *Canthocamptus* hat an der Innenseite der Furca je einen Höcker gebildet, der im nächsten Stadium die Medianborsten trägt.

c) Das dritte Metanaupliusstadium.

Fig. 5, 11, 17 (S. 266, 269, 273).

Wie auf allen Stadien hat auch hier die Häutung ein Größerwerden ermöglicht. Dazu sind ziemlich bedeutende Veränderungen

getreten. Die Streckung des Körpers in der Wachstumszone ist bei *Diaptomus* ziemlich beträchtlich. Das siebente Segment, das des Maxillipeden hat sich eingeschoben: aber von dem Maxillarfuß selbst ist nichts zu sehen. Auch bei den Podopleen ist eine Verlängerung eingetreten, wir dürfen ihnen wohl auch ein siebentes Segment zuschreiben.

Von den Veränderungen an den Gliedmaßen fällt vor allem die Entwicklung der ersten Maxille auf. Sie ist nun auch bei *Cyclops* und *Canthocamptus* zu einem deutlich, aber gar nicht tief geteilten Wulst mit einer Anzahl Borsten geworden: bei dem Vertreter der Gymnopleen ist die Entwicklung weiter fortgeschritten. Die Zahl der Borsten hat sich vermehrt, Endite sind aufgetreten.

Von der zweiten Maxille ist nur bei *Diaptomus* deutlich eine Anlage zu sehen: ein Wulst mit zwei Borsten. Die Podopleen lassen, wie nach den bisherigen Erfahrungen zu erwarten war, keine Andeutung davon erkennen.

Es bleibt noch die Furcalbewaffnung zu erörtern. Diese hat sich bei *Diaptomus* in keiner Weise geändert, ebenso ist sie bei *Cyclops* dieselbe geblieben. Der *Canthocamptus* hat jederseits auf dem Wulst des vorigen Stadiums eine Borste angelegt und außerdem je eine kleine dorsale.

d) Das vierte Metanaupliusstadium.

Fig. 6, 12, 18 (S. 266, 270, 274).

Der vierte Metanauplius ist der letzte Nauplius. Die Größenzunahme ist beträchtlich; steigt doch die Länge bei

Diaptomus	von 0,297 mm auf 0,362 mm
Cyclops	von 0,269 mm auf 0,309 mm
Canthocamptus	0,157 mm auf 0,233 mm.

Bei allen drei Familien findet ein erhebliches Schlankwerden statt: der Quotient von Länge und Breite, wenn man die Breite gleich 1 setzt, erhöht sich bei

Diaptomus	auf 2,59
Cyclops	auf 1,90
Canthocamptus	auf 1,48.

Diese Längenzunahme ist bedingt durch das Entstehen neuer Segmente: alle drei Familien lassen Schwimmfüße erscheinen, und zwar je zwei Paare. Der Platz für das dritte Paar ist auch bereits mit angelegt: eine ganz leichte Wölbung bei *Diaptomus* könnte man

allenfalls als den dritten Schwimmfuß ansprechen. Damit würde sich die Zahl der Segmente auf zehn erhöhen.

Die Mundgliedmaßen (zweite Antenne und Mandibel) beginnen sich bei *Diaptomus* zurückzubilden; sie werden kleiner, ihre Bewehrung schwächer außer der Mandibularlade, die mächtig entwickelt ist. Bei den andern Familien bleibt die Bewehrung in alter Stärke erhalten.

Die erste Maxille ist bei *Diaptomus* reicher gegliedert, nähert sich der Form des ersten Copepodiden stärker an, ist dagegen bei *Cyclops* und *Canthocamptus* höchstens auf dem Stande des dritten Metanauplius von *Diaptomus* angelangt. Die zweite Maxille ist bei *Diaptomus* beinahe in der Copepodidform bereits auf diesem Stadium vorhanden, und der Maxilliped ist als wohlabgesetzter Anhang mit zwei Haken angelegt.

Dagegen existiert bei den Podopleen so gut wie nichts davon, das meiste noch bei *Canthocamptus*. Hier sind deutlich abgehobene Wülste vorhanden, die dicht nebeneinander erscheinen: auf der Innenseite der Maxillarfuß mit einem kleinen Höcker, nach außen die zweite Maxille, deren unterer Rand durch vier bis fünf Vorsprünge gezähnelt erscheint. Beide Podien entstehen dicht nebeneinander, scheinbar aus einem gemeinsamen Wulst (gleich Protopodit), so daß dieses Verhalten sehr wohl verständlich macht, daß Claus (1858) die zweite Maxille und den Maxillarfuß als Endo- und Exopodit eines einzigen Gliedmaßenpaares ansah. Aber die Befunde an *Diaptomus* und auch an *Cyclops* geben Giesbrecht (1895) Recht. Bei *Cyclops* ist von diesen Extremitäten nur je ein Wulst vorhanden, die, beide hintereinander gelegen, verschiedenen Segmenten angehören.

Die Furcalbewehrung nimmt bei allen drei Formen zu. *Diaptomus* fügt zu den beiden Anhängen ein Paar Mittelborsten, *Cyclops* ein Paar Lateralborsten und zwei seitliche Dornen, *Canthocamptus* ein Paar Seitenborsten hinzu.

C. Das erste Copepodidstadium.

Fig. 7, 13, 19 (S. 267, 270, 275).

Die Häutung aus dem letzten Nauplius zum Copepodiden läßt das Tier seine definitive Form im Prinzip annehmen. In der weiteren Entwicklung durch die Copepodidstadien hindurch entsteht nichts Neues (die Zahl der Segmente und Schwimmfüße nimmt zwar zu), sondern es wird nur ausgebaut. Die Längenzunahme ist sehr beträchtlich, sie erscheint noch größer durch die Ausbildung der langen Furcal-

borsten. Es tritt ein neues Abdominalsegment auf, womit die Gesamtzahl auf elf steigt.

Der Grad der Umwandlung ist für die einzelnen Familien verschieden, am wenigsten stark für die Gymnopleen: denn bei ihnen ist einmal auf dem letzten Naupliusstadium bereits sehr vieles der künftigen Gestalt angenähert, so daß also der Sprung vorwärts klein ist, zum andern aber ist die Reduktion der vorhandenen Gliedmaßen gering, der Sprung nach rückwärts also ebenfalls klein.

Sehr bedeutend gestaltet die Metamorphose die Podopleen um. Wie schon oben erwähnt, treten bei ihnen auf dem ersten Copepodidstadium Gliedmaßen in fast adulter Form auf, die beim letzten Nauplius kaum angedeutet waren, so die zweite Maxille und der Maxillarfuß. Anderseits finden ganz erhebliche Reduktionen statt, die wieder beinahe zu der Form der Extremität des erwachsenen Tieres führen: so an zweiter Antenne, Mandibel, erster Maxille. Auch die Form der Furca ist schon beinahe definitiv.

Die weitere Entwicklung der Copepodide zum geschlechtsreifen Tier ist von CLAUS gut bearbeitet worden, so daß hier nur noch auf auf die diffizileren Unterschiede in der Entwicklung geachtet werden muß, die sich nicht mehr auf Familien beziehen, sondern auf Species oder Gruppen von Species. Diese Betrachtung geht aber über den Rahmen dieser Arbeit weit hinaus; denn sie kann sich nicht auf wenige Typen beschränken, sondern muß möglichst viele Arten umfassen. Sie muß vor allem die Grenzformen untersuchen, wie *Heterocope* oder *Cyclops phaleratus* und *C. fimbriatus*, und sehen, ob vielleicht, was keineswegs feststeht, über diese beiden Cyclopiden die Brücke zu den Harpacticiden führt. Von den marinen Formen wären Pontelliden erwünschte Untersuchungsobjekte wegen etwaiger Beziehungen zu Cyclopiden. Dann kann die Entwicklungsgeschichte auch systematische und phylogenetische Aufschlüsse geben, wie sie BREHM (1913) verlangt.

5. Die Entwicklung der einzelnen Gliedmaßen und der Furca.

A. Die praeoralen Gliedmaßen.

Die erste Antenne.

Die erste Antenne wird bei allen drei Familien in gleicher Weise angelegt, insofern sie aus drei Teilen besteht, die ich mit OBERG als »Wirbel, Schaft und Blatt« bezeichnen will. Diese Dreigliedrigkeit erhält sich bei allen bis zum letzten Nauplius, nur findet bei einzelnen Formen auf späteren Stadien eine mehr oder minder tiefe Ein-

schnürung des Schaftes statt, an den Stellen, wo bei den Copepodiden der Zerfall in einzelne Glieder erfolgt.

Der Wirbel ist bei allen drei Familien kurz cylindrisch und borstenlos. Der Schaft hat ebenfalls überall gleiche Gestalt. Die Ventralseite ist allein bewehrt, sie läßt bei allen Familien drei Borsten erkennen, die den Schaft etwa dritteln, so daß sie bei erfolgter Durchschnürung in Teilglieder am Ende eines jeden Ringes stehen; die distalste Borste ist meist die stärkste. Besonders angeordnet sind nur die Borsten der Harpacticiden: sie stehen senkrecht zur Achse der Antenne, so daß die Nauplien sich auf sie stützen können.

Das am mannigfachsten gestaltete Glied ist das distale, das Blatt. Bleibt bei den Podopleen die Zahl der großen Fiederborsten dieses Gliedes gering, nämlich drei, so nimmt sie bei *Diaptomus* von Stadium zu Stadium konstant zu, von drei auf vier, fünf, sieben, neun, elf. Diese Borsten des Blattes sind starke Fiederborsten, die der Extremität ihr Gepräge als Ruder geben. Die Podopleen tragen an ihrer Stelle ungefiederte Dornen in geringerer Zahl. Bei *Canthocamptus* zeigt sich die eine Endborste modifiziert zu einem Sinneshaar, das vom ersten Stadium an da ist.

Schaft und Blatt sind bei *Diaptomus* stark zusammengedrückt, bei *Cyclops* nur schwach und bei *Canthocamptus* überhaupt nicht. Durch diese Kompression entsteht bei *Diaptomus* ein Rand, auf welchem die Borsten sitzen.

Mit der Metamorphose treten sehr bedeutende Veränderungen der Gliedmaßen überhaupt ein, Hand in Hand mit einem völligen Funktionswechsel: die nauploiden Rudergliedmaßen dienen der Nahrungsaufnahme, geben die Lokomotion auf, oder werden zu einem Balancier- und Spürorgan. Diese letztere Umbildung erfährt die erste Antenne. Schon ihre Haltung zeigt dies: ungefähr senkrecht zur Symmetrieebene, nicht mehr parallel zu ihr; morphologisch drückt es sich in einer besonders bei den Gymnopleen bedeutenden Verlängerung aus: *Diaptomus* bekommt als erster Copepodid eine lange zehngliedrige Antenne.

Der Wirbel der Naupliusantenne bildet auch auf dem Copepodidstadium das erste Glied, erhält nur distal eine Borste. Die drei Anhänge des Schaftes bleiben erhalten, der Schaft selbst teilt sich oberhalb der mittleren Borste, so daß diese distal am zweiten Gliede steht. Das Blatt zerfällt in sieben Teilstücke, und zwar gleicht sein Verhalten völlig, wie das der ganzen Antenne, dem des Calaniden *Pseudocalanus*.

Ich kann daher in bezug auf Borstenverteilung und Homologisierung auf OBERG verweisen.

Die *Podoplea* zeigen eine viel geringere Bewehrung im letzten Metanaupliusstadium. Gegen die Endborsten treten die Dorsal- und Ventraldornen stark zurück, stehen auch nicht in einer Reihe, da der Rand fehlt. In der Metamorphose bilden sich bedeutend weniger Glieder als bei *Diaptomus;* die erste Antenne zählt bei *Cyclops* nur sechs, bei *Canthocamptus* gar nur vier Glieder.

Der Wirbel der Naupliusantenne von *Cyclops* bleibt als erstes Glied bestehen; er erhält drei Anhänge. Der Schaft teilt sich, genau wie bei *Diaptomus*, hinter der mittleren Borste in das zweite und dritte Glied. Zu den drei Borsten ist je eine neue hinzugetreten. Das Blatt zerfällt derart in drei Glieder, daß die beiden proximalen Dorsaldornen der Naupliusantenne zu distalen Borsten des vierten und fünften Gliedes werden. Ein kleiner Ventralranddorn wird ventrale Distalborste des fünften Gliedes. In das Endglied gehen zwei der großen Fiederborsten, zwei dorsale und ein ventraler Randdorn ein.

Noch durchsichtiger liegen die Verhältnisse bei *Canthocamptus*. Hier metamorphosiert sich die erste Antenne nur von der dreigliedrigen zur viergliedrigen. Der Wirbel bleibt borstenlos. Der Schaft teilt sich auch hier in zwei Glieder, aber die Gelenkfalte wird hinter der ersten Borste angelegt. Dieses zweite Glied erhält noch zwei Borsten. Der Rest des Schaftes bekommt auch neue Anhänge, eine Borste und den zweiten Sinneskolben. Dieser entsteht zwischen der mittleren und distalen Fiederborste. Beim erwachsenen Tier mit achtgliedriger Antenne ist er auf dem vierten Glied inseriert, so daß das Blatt im Laufe der Entwicklung ebenfalls, wie es bei *Cyclops* bereits im ersten Stadium geschehen, sich in drei Glieder zerlegt. Andeutungen dazu zeigt bereits der erste Copepodid.

Zusammenfassend können wir sagen:

Der Wirbel erhält sich bei den drei Familien auch in den Copepodidstadien, der Schaft zerlegt sich in zwei Glieder, deren Trennungslinie im ersten oder im zweiten Drittel auftreten kann. Das Blatt hat die Tendenz, in eine größere Zahl von Teilen zu zerfallen.

B. Die postoralen Gliedmaßen.

a. Die zweite Antenne.

Von der zweiten Antenne an werden alle Extremitäten als zweiästige Podien, als Spaltfüße angelegt, auch wenn im erwachsenen Zustande durch Unterdrückung des Exopoditen die Gliedmaßen ein-

ästig erscheinen, wie z. B. die zweite Antenne, die Mandibel bei *Cyclops* und *Canthocamptus*, denn durch seine, des Exopoditen, reiche Befiederung ermöglicht er erst den Gebrauch der zweiten Antenne als Ruderorgan. Das Exopodit ist daher vom ersten Nauplius an sehr stark entwickelt. Unterstützt wird die lokomotorische Funktion durch eine starke Abplattung der ganzen Extremität.

Das Coxale ist kurz und kräftig; auf seiner Innenseite erhebt sich ein verschieden stark ausgebildetes Endit, das eine auch im Larvenstadium brauchbare Kaulade darstellt. Bei *Diaptomus* sind vom ersten Nauplius an zwei breite, fast gerade stehende Kauhaken vorhanden, die, mit kräftiger Befiederung versehen, recht verwendbar erscheinen. Verhältnismäßig schwach beim Orthonauplius nehmen sie rasch an Stärke und Länge zu, um dann bereits im letzten Metanaupliusstadium sich wieder rückzubilden, nachdem sie wie die ganze Extremität (dasselbe gilt auch für die Mandibel) im fünften Stadium das Maximum der Ausbildung erreicht haben.

Diese Rückbildung unterbleibt bei den Podopleen. Auch bei ihnen sind zwei Anhänge im Orthonauplius angelegt. Bei *Cyclops* ist der eine etwas höher und weiter vornstehende ein überaus kräftiger, leicht nach innen geschwungener Haken mit Fiederung, der andere ein schwächerer von ähnlicher Gestalt; beide bleiben bis zum letzten Nauplius erhalten.

Anders liegen die Verhältnisse bei *Canthocamptus*. Hier ist nur ein Endit von Anfang an vorhanden, und dieses bleibt auch das einzige von Bedeutung. Es ist weit stärker entwickelt, und zwar vom ersten Stadium an zu einer Kaulade mit gezähnter Reibfläche weit ausgezogen. Nur bei den Metanauplien erinnert eine schwache Borste auf der Rückenseite der Lade an das distale Endit.

Das Basale geht verschiedentlich Verschmelzungen ein, so mit dem ersten Glied des Endopoditen bei den Diaptomiden. Deutlich sieht man einen Zipfel, der ohne weiteres zu den Endopoditen zu rechnen wäre, wenn eine Gelenkfalte existierte. Daß bei den Podopleen das gleiche der Fall ist, ersieht man aus dem Wiederauftreten des ersten Gliedes des Endopoditen nach der Häutung zum Copepodiden. Das Basale trägt zwei Höcker, deren Borsten recht ungleich stark entwickelt sind. Bei *Diaptomus* ist die proximale Lade wohl ausgebildet und trägt einen kräftigen Kauhaken von der Form der Haken des Coxale, und dazu treten einige schwächere Borsten. Auch dieser Kauhaken erscheint auf dem zweiten Stadium deutlicher. Die distale Lade des Basale gehört ursprünglich dem ersten Glied des Endo-

poditen an und ist erst durch die Verschmelzung zum Basale gekommen. Ihre Bewehrung ist schwach; zu irgendwelcher Tätigkeit erscheinen die Borsten nicht geeignet. Die eigentliche distale Lade des Basipoditen ist in der schwachen Borste zwischen den beiden andern Enditen angedeutet.

Diese Andeutung einer mittleren Lade ist bei den Podopleen nicht vorhanden. Auch hier sind beide Endite angelegt als mehr oder minder schwache Höcker. Relativ ansehnlich sind sie bei *Canthocamptus*, wo sie je eine lange, geschwungene, schwache Borste tragen, die eher zum Betasten als zum Zerkleinern oder Festhalten der Nahrung dienen mag. Die proximale Borste ist meist durch eine schwache verstärkt.

Bei *Cyclops* sind die Laden kaum sichtbar; ihre Bewehrung ist dieselbe wie bei *Canthocamptus*, nur schwächer ausgebildet: proximal eine kleine Doppelborste, distal eine schwache einfache.

Das Endopodit erscheint bei allen drei Familien eingliedrig; bei den Diaptomiden ist die Verschmelzung des ersten Gliedes mit dem Basale, wie erwähnt, noch deutlich erkennbar. Bei den als Nauplien dauernd schwimmenden Formen, Diaptomiden und Cyclopiden, ist das Endopodit gleich ausgebildet: ein Ruderblatt, ähnlich dem letzten Glied der ersten Antenne. Beide Genera tragen am Ende zwei Fiederborsten, deren Zahl sich allmählich von zwei auf vier bei *Cyclops*, auf fünf bei *Diaptomus* steigert. Beide Formen besitzen auch auf der Innenseite, etwa auf der Mitte, auf der Andeutung einer Lade zwei bis drei kleinere Borsten.

Ganz abweichend gestaltet ist dieses Endopodit bei dem meist auf einer Unterlage auch als Nauplius sich bewegenden *Canthocamptus*. Bei ihm ist das Glied ausnehmend lang und trägt zwei Endborsten, von denen die innere messerklingenartig, mit einem Gelenk zum Einklappen versehen, mächtig ausgebildet ist. Das Tier trägt diese Waffe bald ausgestreckt, bald um 90° eingeschlagen. Eine sehr schlanke, leicht geschwungene Haarborste dient gewiß dem Getast.

Das Exopodit ist bei allen drei Familien vielgliedrig. Bei *Diaptomus* sind anfänglich sechs, dann sieben Ringe erkennbar; der zweite, bei weitem der längste, verschmilzt meist mit dem dritten Ring. Nach diesem langen Glied nehmen die übrigen sehr rasch an Größe ab, so daß das Exopodit sich verjüngt. Jedes Glied trägt auf der Ventralseite eine reich gefiederte Borste, das Endglied außerdem eine, vom ersten Metanauplius an zwei Endborsten; das zweite Glied hat die Borste des mit ihm verschmolzenen dritten übernommen. Durch die

Kleinheit der Endglieder stehen die distalen Eckborsten sehr dicht und bilden ein vorzügliches Ruderorgan.

Bei *Cyclops* ist das Exopodit genau so gebaut, nur ist die Verjüngung der Glieder nach dem dritten bedeutend geringer. Der ganze Ast ist also noch stärker ausgebildet als bei *Diaptomus*. Dies hängt mit der bei *Cyclops* relativ geringen Entwicklung der ersten Antenne zusammen, die durch ihre Ruderblattform bei *Diaptomus* einen guten Teil der Lokomotion übernimmt.

Anders als bei den schwimmenden Formen ist die zweite Antenne bei den Harpacticiden gestaltet. Das Endopodit hat hier nur vier Ringe auf allen Stadien ausgebildet. Sie sind ungefähr gleich lang, nur der zweite ist größer und trägt drei Anhänge; die Borsten sind nur spärlich gefiedert; das Organ ist daher in keiner Weise besonders ruderfähig.

Betrachten wir die Metamorphose zum Copepodiden. Beide Unterordnungen zeigen da ein gänzlich verschiedenes Verhalten. Gemeinsam ist beiden nur das völlige Verschwinden der Coxalladen.

Das Basale bleibt bei *Diaptomus* und *Canthocamptus* mit dem ersten Glied des Endopoditen verschmolzen, bei *Cyclops* wird es bereits im ersten Stadium frei; die distale Lade ist bei allen drei Arten durch Borsten vertreten; auch die proximale ist, außer bei *Canthocamptus* vorhanden und bewehrt. Das Endopodit bildet bei *Diaptomus* und *Canthocamptus* ein reich befiedertes Glied; bei *Cyclops* besteht es aus drei Stücken, da das Endglied sich nochmals geteilt hat.

Den einschneidendsten Unterschied zwischen Gymnopleen und Podopleen zeigt das Verhalten der Exopodite: bei *Diaptomus* bleiben die Glieder alle erhalten, sie verteilen sich nur anders in bezug auf Verschmelzung; bei den Podopleen findet eine fast vollkommene Reduktion statt: ein runzliger Höcker mit einer Borste bei *Cyclops*, ein kleines Glied mit zwei Borsten bei *Canthocamptus* sind die Reste.

Hierin zeigt sich die Konzentration der Entwicklung: die *Diaptomus*-Antenne bildet sich allmählich durch die Copepodidstadien hindurch zur definitiven Form um, die die Podopleen bereits im ersten Stadium fast erreicht haben.

b. Die Mandibel.

Die Mandibel, der zweite Spaltfuß unter den Naupliusextremitäten, ist von Anfang an als solcher vorhanden. Im großen und ganzen verläuft ihre Entwicklung wie die der zweiten Antenne.

Das Coxale ist verhältnismäßig unansehnlich entwickelt; in den

ersten Naupliusstadien bis zum ersten Metanauplius besteht die Bewehrung bei allen drei Familien aus einer Lade mit einem kleinen gefiederten Kauhaken. Diese Form bleibt bei den Podopleen bis zur Metamorphose erhalten; bei *Diaptomus* dagegen tritt mit der dritten Häutung eine Umbildung des Hakens zu einer Lade mit deutlich gezähntem Rand ein. Die Bezahnung der Kaufläche nimmt mit steigendem Alter zu. Auf ihrer konvexen Seite trägt die Lade eine Borste.

Das Basale ist bei allen drei Genera ungefähr gleich ausgebildet. Das Endit ist durch eine Vorwölbung angedeutet, auf der eine Anzahl Borsten sitzen, die bei *Diaptomus* ziemlich stark in größerer Zahl auftreten. *Cyclops* trägt auf seinen kaum angedeuteten Laden zwei schwache Fiederborsten und darunter einen Dorn.

Bei *Canthocamptus* sind zwei Endite angelegt: das proximale besteht aus einem Pinselhaken, einem vorn abgerundeten, ringsum gefiederten Stab. Er mag als »Speiseschieber oder -roller« dienen. Die distale Lade bilden vier kammartig parallel stehende, leicht nach außen gekrümmte, glatte Borsten. Sie sind unmittelbar hinter und unter dem Endopoditen inseriert, von dem auf älteren Stadien mit diesen ebenfalls eine Borste in eine Reihe tritt.

Das Endopodit ist bei jeder der betrachteten drei Formen anders gebaut. Bei *Diaptomus* erscheint es eingliedrig und ist am Ende sowohl wie an der Innenseite sehr reich beborstet. Diese starke Bewaffnung hat ihren Grund in dem Fehlen einer ausgebildeten Lade, wie sie die Podopleen aufweisen. Aus demselben Grunde ist auch die Beborstung der Basallade eine stärkere als bei *Cyclops*.

Die Podopleen besitzen am Endopoditen eine besondere Bewehrung. Bei *Cyclops* erscheint das Endopodit zweigliedrig: ein sehr kurzes und ein längeres Glied mit drei und mehr End- und zwei bis drei Innenrandborsten. Das erste Glied trägt die für die Cyclopiden so charakteristische Kaulade. Diese ist ein dreieckiger Anhang, der für sich allein beweglich ist und anfänglich drei, dann vier Fiederborsten trägt. Diese Borsten sind typisch gestaltet: sie sind säbelartig gebogen, sehr stark gefiedert, stehen ungefähr parallel, drei in einer Ebene, die vierte etwas tiefer.

Endlich ist bei *Canthocamptus* die extreme Ausbildung noch weiter gediehen: das ganze Endopodit ist zu einer Zange ausgestaltet. Es ist eingliedrig geblieben. Die beiden Endborsten sind zu kurzen, gedrungenen, sehr kräftigen, leicht beweglichen Messern geworden, die in ihrem Zusammenwirken wie eine Zange funktionieren. Das Exopodit ist bei den schwimmenden Formen gleich gestaltet; es be-

steht aus vier Gliedern mit mindestens je einer Fiederborste, das Endglied hat zwei. Bei *Canthocamptus* sind die ersten drei Glieder verschmolzen, so daß das Exopodit nur zweigliedrig erscheint mit je zwei Borsten.

Die Metamorphose zum Copepodiden hat wenig Einfluß bei den Gymnopleen. Die Coxallade war bereits ausgebildet, sie verliert nur die Borste. Die drei andern Teile ändern sich kaum. Die Bewehrung des Basale ist verringert; dafür hat sich die Lade des Endopoditen verstärkt. Das Exopodit ist unverändert geblieben.

Um so größer sind die Umgestaltungen bei den Podopleen, die so weit gehen, daß die Glieder von der erwachsenen Form sich kaum unterscheiden: Coxale und Basale sind miteinander verschmolzen und bilden die mächtig entwickelte Kaulade. Das Exopodit ist völlig geschwunden, das Endopodit stark reduziert.

Auch hier ist ein Zusammendrängen der Entwicklung bei den Podopleen, dagegen gleichmäßige Entwicklungsgeschwindigkeit bei den Gymnopleen zu konstatieren.

c. Die erste Maxille.

Die erste Maxille tritt bei den Gymnopleen und Podopleen auf verschiedenen Naupliusstadien auf: die Gymnopleen machen vorher zwei Häutungen durch, die Podopleen nur eine. Das Erscheinen der ersten Maxille ist, wie die Definition besagt, für das erste Metanaupliusstadium charakteristisch. Die Gestalt, in der die Gliedmaße auftritt, ist bei allen drei Familien, und nach Oberg auch bei den Calaniden und Pontelliden, dieselbe, nämlich unterhalb der Mandibel ein deutlich analwärts abgesetzter Wulst mit einer kräftigen, nach der Furca gewandten Fiederborste, die etwas gekrümmt über den Körper verstreicht. Die weitere Entwicklung verläuft für beide Unterordnungen verschieden.

Bei den Gymnopleen schreitet die Bildung kontinuierlich weiter. Da ist schon auf dem nächsten Stadium die spätere Gestalt der Gliedmaße erkennbar: ein leicht geteilter Lappen (Endo- und Exopodit), der einem Wulste (Protopodit) aufsitzt. An dem Endo- und Exopodit sind bereits einige End- und Lateralborsten entwickelt, sogar Andeutungen der Endite (Lobi) finden sich.

Auf diesem zweiten Metanaupliusstadium zeigen die Podopleen noch genau dieselbe Maxille wie auf dem ersten. Nach der nächsten Häutung ist die Vervollkommnung der Gliedmaße bei den Diapto-

miden weiter fortgeschritten: die Zahl der Borsten hat sich vermehrt, und die Endite sind deutlicher hervorgetreten.

Die Podopleen haben auf diesem dritten Metanaupliusstadium kaum die Stufe des zweiten der Gymnopleen erreicht; ein Wulst mit daraufsitzendem Lappen, der ganz schwach zweigeteilt erscheint, ist die ganze Anlage. Endo- und Exopodit tragen wie jene je drei Endborsten, das Endopodit außerdem zwei Lateralborsten. Auf dem nächsten Stadium, dem letzten Metanauplius, hat sich der Bau bei ihnen nur geringfügig geändert, weniger als bei den Gymnopleen die Differenz zwischen dem vierten und fünften Nauplius beträgt. Die Kerbe zwischen Endo- und Exopodit ist deutlicher geworden, und das Protopodit hat bei *Cyclops* einen Haken bekommen, der aber bei *Canthocamptus* auch noch fehlt.

Ganz anders bei *Diaptomus*. Hier ist das Coxale scharf abgesetzt, seine Lade, das Endit, deutlich entwickelt. Das Basale ist vom Endo- und Exopodit nicht getrennt, diese untereinander auch nicht. Man kann an ihm aber die beiden Endite (Lobi) bereits erkennen. Das erste Endit des Basale (= Lobus internus II der äußeren Maxille des erwachsenen Tieres) ist durch eine gegen das Coxopodit scharf abgegrenzte Lade mit zwei Borsten angedeutet; das andre Endit des Basale (= Lobus internus III) wird durch eine dritte Borste markiert. Endo- und Exopodit zeigen keine besonderen Eigentümlichkeiten, höchstens den Umstand, daß durch zwei Reihen Zähnchen die Verschmelzung des Endopoditen aus mehreren (drei) Gliedern angedeutet erscheint. Im Grunde besitzen sie die Gestalt des erwachsenen Tieres, natürlich mit geringerer Bewehrung.

Verfolgen wir zunächst bei *Diaptomus* die Metamorphose zum ersten Copepodiden, so fällt die überaus reiche Bewehrung des Coxale auf. Das Endit des Coxale (Lobus internus I) zeigt völlig unvermittelt die starke Beborstung des geschlechtsreifen Tieres. Anderseits hat der Epipodialanhang (Lobus externus I) ebenfalls seine definitive Bewaffnung in der Form, wenn auch nicht in der Stärke angenommen. Damit kommen wir zum Basale. Die beiden Endite (Lobus internus I et II) sind deutlich abgesetzt und tragen je drei Borsten; das Exit besteht aus einer schwachen Vorwölbung mit einer Borste. Endo- und Exopodit haben sich der definitiven Gestalt weiter genähert. Das Endopodit läßt wieder schwach eine Verschmelzung erkennen.

Betrachten wir den entsprechenden Vorgang bei den Podopleen. Wir sahen auf dem letzten Naupliusstadium die erste Maxille relativ

unentwickelt. Um so mehr überrascht die Tatsache, daß sowohl bei Cyclopiden wie Harpacticiden im ersten Copepodidstadium die Extremität bis auf Kleinigkeiten völlig fertig ist. Coxale und Basale verschmelzen vollkommen miteinander. Das Endit des Coxale wird durch drei kurze, gedrungene Haken vertreten. Die beiden Endite — wenn überhaupt man eine Homologisierung mit den Diaptomiden vornehmen darf — werden durch je drei Borsten angelegt: namentlich der Lobus internus III, das äußere Endit, ist durch einen sehr starken Kauhaken charakterisiert. Der Epipodialanhang ist nicht entwickelt. Exo- und Endopodit sind recht schwach als je ein Glied mit wenigen (drei bis vier) Borsten angelegt.

Bei *Canthocamptus* sehen wir die gleiche Tatsache: fast aus dem Nichts heraus ersteht das fast fertige Organ. Das Endit des Coxale entwickelt sich mächtig und trägt eine Reihe starker Kauhaken; dagegen ist das Basale, soweit es sich von Coxale überhebt abhebt, völlig unbewehrt. Endo- und Exopodit sind recht gut entwickelt und stark beborstet. Das Endopodit läßt durch Anhäufung von Borsten eine Verschmelzung erkennen.

Alles in allem zeigt sich auch hier die Tatsache, daß die Podopleenentwicklung zusammengedrängt erscheint gegenüber der der Gymnopleen.

d. Die zweite Maxille.

Auch in dem Auftreten dieses Fußes zeigt sich die Eigentümlichkeit, daß die Gliedmaßen der Podopleen bedeutend später auftauchen, dann aber rascher die definitive Gestalt annehmen, als die der Gymnopleen.

Bei *Cyclops* und *Canthocamptus* ist erst auf dem vierten Metanaupliusstadium eine deutliche Spur wahrzunehmen: *Cyclops* zeigt oberhalb der Schwimmfüße einen langgezogenen Wulst, der bei *Canthocamptus* durch eine Anzahl von Kerben in vier oder fünf rundliche Höcker zerfällt. Aus diesen winzigen Anlagen gehen bei beiden Familien in dem Sprung zum Copepodiden die fast vollständig fertigen Extremitäten hervor. Das Coxale ist lang und borstenlos; deutlich ist seine Entstehung aus zwei Gliedern zu sehen. Das Basale ist abgesetzt, seine proximale Lade ist scharf erkennbar und trägt eine sehr starke Fiederborste. Ferner schließt sich an ihn ein recht schlankes Glied mit einer großen und einer kleinen Endborste, das ich als Endopodit ansehen möchte. Es könnte allenfalls auch ein Endit sein. Das Basale trägt außerdem ein Exopodit, das leicht zweigespalten ist;

drei bis vier Fiederborsten sind die Bewehrung. Alles zusammengenommen zeigt dieses Stadium bereits auffällig die definitive Gestalt.

Auch *Canthocamptus* bildet keine Ausnahme. Das Coxale zeigt zwei Endite (Lobus internus I et II) mit je zwei kräftigen Borsten. Der Lobus internus III wird von dem Endit des Basale dargestellt. Dazu kommt noch der Palpus, das Endopodit mit etwa einem halben Dutzend Borsten, die zum Teil durch ihre Anordnung noch eine weitere Gliederung erkennen lassen.

Wesensverschieden ist die Metamorphose der zweiten Maxille bei den Gymnopleen, bei *Diaptomus*. Das Segment, das die zweite Maxille trägt, entsteht auf Metanaupliusstadium II; es ist äußerlich nichts zu sehen, nur der Platz für den Fuß ist geschaffen. Bei einigem guten Willen kann man eine geringe Erhebung als Anlage der zweiten Maxille ansehen, aber es gehört, wie gesagt, guter Wille dazu. Dafür aber wird die Anlage auf dem nächsten Stadium recht deutlich: ein scharf abgesetzter Wulst mit zwei Anhängen. Der letzte Nauplius trägt eine zweite Maxille, die schon ganz die Gestalt der des ersten Copepodiden angenommen hat. Sie ist ein flächenhaft entwickeltes Organ, das sich dem Körper anschmiegt. Eine Trennung von Coxale und Basale vorzunehmen, ist nicht möglich, und auch das allein entwickelte Endopodit ist kaum abzugrenzen. Auf der Innenseite kann man eine ganze Reihe Lobi auseinanderhalten.

Bei dem Sprung zum ersten Copepodiden werden die Endite (Lobi) deutlich geschieden. Das Coxale trägt zwei wohlausgestaltete Laden mit drei und zwei Borsten, ebenso das Basale, dem das Endopodit aufsitzt. Dieses ist ein viergeteiltes Glied nach GIESBRECHT. Jedes Glied fast ist enditartig ausgewölbt und trägt die Befiederung (je zwei Borsten). Der weiteren Metamorphose bleibt kaum noch etwas zu tun übrig.

C. Die Rumpfgliedmaßen.

a. Der Maxillarfuß.

Das Auftreten des Maxillarfußes ist bei den beiden Unterordnungen sehr verschieden. Andeutungen, daß sein Segment wenigstens zu gleicher Zeit bei Gymnopleen und Podopleen angelegt wird — auf dem zweiten Metanaupliusstadium — sind allerdings vorhanden.

Bei den Gymnopleen erscheint das erste deutlich erkennbare Zeugnis von ihm auf dem letzten Naupliusstadium: ein zweigeteilter, in Spitzen ausgezogener Lappen neben bzw. unter den zweiten Maxillen; unterhalb der Spitzen stehen zwei Reihen kurzer Dornen. Aus

dieser Anlage ersteht im nächsten (ersten Copepodid-) Stadium der Maxillarfuß in ungefähr endgiltiger Gestalt. Das Coxale und Basale zeigen bereits die Endite; ihre Larvenform verraten sie nur durch den zu geringen Borstenbesatz. Die Endglieder sind noch recht einfach gestaltet, haben sich noch nicht genügend geteilt.

Bei den Podopleen sind die Anlagen im vierten Metanauplius noch geringer: *Cyclops* zeigt nur einen Höcker, bei *Canthocamptus* ist doch wenigstens an diesem noch ein kleiner runder Zipfel zu sehen. Diese beiden Wülste stellen die Keime für die Gliedmaßen dar, die durch die nächste Häutung fast zu ihrer definitiven Gestaltung gebracht werden. Bei *Canthocamptus* fehlt nur eine schwache Borste an dem säbelförmigen Endopoditen, und ebenso ist am Maxillarfuß des *Cyclops* kaum eine Verschiedenheit zu bemerken.

Über die Unabhängigkeit des Maxillipeden von der zweiten Maxille habe ich schon oben gesprochen.

Auch an dieser Extremität ist, obschon nicht so scharf wie bei den oben betrachteten Gliedmaßen, die Tendenz zu erkennen, bei den Podopleen die Entwicklung gegenüber den Gymnopleen abzukürzen.

b. Schwimmfüße.

Die Schwimmfüße werden bei allen drei Formen auf dem vierten Metanaupliusstadium angelegt. Auch hier zeigt sich, wenn auch schwach, die Tatsache, daß die Podopleen als Metanauplien hinter der Entwicklung der Gymnopleen scheinbar zurückbleiben. Denn *Diaptomus* legt sofort drei Paar Schwimmfüße an, wenn auch das dritte erst als geringen Wulst, die Podopleen dagegen nur zwei. Die Schwimmfußanlagen sind flossenförmige, gespaltene Lappen (Endo- und Exopodit), die einem Protopodit aufsitzen. Die Enden der beiden Äste sind in Spitzen oder Borsten verlängert.

Auf dem ersten Copepodidstadium sind die drei Schwimmfüße bei allen Familien gleich gut entwickelt: die beiden ersten Pleopodien bestehen alle aus einem zweigliedrigen Protopodit, dem eingliedrige Endo- und Exopodite aufsitzen. Die Bewaffnung läßt die definitive Form etwas hervortreten. Das dritte Schwimmfußpaar steht bei allen drei Familien in seiner Ausbildung auf der Höhe des zweiten Paares im letzten Nauplius.

D. Die Furca.

Die Furca wird erst im ersten Copepodidstadium als tatsächlich zweiästige Furca angelegt. Auf den älteren Naupliusstadien ist deutlich nur die paarige Anordnung, zwei Ausbuchtungen mit einer Kerbe

dazwischen, zu erkennen. Die Andeutung der Spaltung fehlt gänzlich bei allen drei Familien dem ersten Nauplius, tritt aber dann allmählich mehr und mehr hervor. Am schärfsten ausgeprägt erscheint sie bei *Canthocamptus*.

Bei *Diaptomus* tragen die beiden Orthonauplien je ein Paar Endborsten, das, im ersten Stadium gleichmäßig entwickelt, im zweiten asymmetrisch wird. Die Metanauplien erhalten im ersten Stadium jederseits ein zweigespaltenes Sinneshaar, das in dieser Form bis zum Stadium IV erhalten bleibt und im ersten Copepodiden zu dem an der Ecke des Innenrandes der Furca stehenden Sinneshaar wird. Ein neues Borstenpaar wird erst im vierten Metanaupliusstadium zwischen dem alten angelegt. Diese Borsten metamorphosieren sich im Copepodiden zu den Endborsten Nr. 2 und 4, von der Furcalmitte aus gezählt; Nr. 3 und ein Randdorn entstehen in diesem Stadium neu.

Etwas anders verläuft die Bildung der Furca bei den Podopleen. Hier tritt ebenfalls je eine Endborste als erste Bewehrung auf. Ein neues, dem ersten gleiches Borstenpaar legt sich lateral beim zweiten Metanauplius an. Bei *Cyclops* weisen hier kleine Dornen auf die späteren Dorsalborsten hin. Der dritte Metanauplius zeigt bei *Cyclops* keine Veränderung, bei *Canthocamptus* haben sich ein Borstenpaar und der Randdorn neu angelegt. Im letzten Nauplius endlich erhalten *Cyclops* und *Canthocamptus* noch ein Paar Lateralborsten, *Cyclops* außerdem den Randdorn, den *Canthocamptus* bereits ein Stadium früher angelegt hatte. Bei der Metamorphose werden die vorgebildeten Borsten zu den Endborsten Nr. 2 und 3, die Dorsalborste bleibt als solche erhalten, ebenso die Eckborste und der seitliche Dorn. Die Endborste Nr. 4 legt sich hier neu an. Die innerste Furcalborste erscheint erst im zweiten Copepodidstadium.

III. Biologische Beobachtungen und allgemeine Folgerungen.

> »Bau und Lebensweise verhalten sich wie die beiden Glieder einer Gleichung, welche beide nur äquivalente Änderungen zulassen«. Chun, Atlantis.

Begründung und Auswertung der Entwicklungsunterschiede der Gymnopleen und Podopleen.

Wir hatten gesehen, daß in der Metamorphose der beiden Unterordnungen ein starker Unterschied besteht: die Gymnopleen entwickeln sich mit einer im wesentlichen konstanten Schnelligkeit und

verteilen diese Entwicklung gleichmäßig auf die sechs Nauplien und die sechs Copepodide: die Podopleen zeigen eine Konzentration ihrer Ausgestaltung auf fünf Nauplien und sechs Copepodide; innerhalb der bereits der Zahl nach reduzierten Stadien drängt sich die Entwicklung nochmals zusammen; denn auf einen bereits relativ hoch entwickelten Orthonauplius folgen vier Metanauplien, die untereinander sich außer durch ihre Größe recht wenig unterscheiden und darauf im ersten Copepodiden das beinahe fertige Tier erstehen lassen.

Können wir dieses auffallende Verhalten so nahestehender Formen irgendwie begründen und so unserm Verständnis näher bringen?

Vergegenwärtigen wir uns ihre Lebensweise. Die Gymnopleen sind in ihrer Überzahl Meeresbewohner oder doch Bewohner größerer Gewässer, soweit sie überhaupt im Süßwasser leben; ganze Familien, Calaniden, Pontelliden, sind auf das Meer beschränkt. Die Cyclopiden sind ebenso typische Bewohner des Süßwassers. (GIESBRECHT führt in seiner Monographie der Copepoden des Golfs von Neapel als marinen Cyclopiden nur *Oithona* an.) Die Cyclopiden sind, da sie nicht »schweben« können wie die Gymnopleen, nicht in dem ausgesprochenen Sinne planktonische Tiere, wie die Centropagiden, sondern leben hauptsächlich in kleineren seichten Teichen und Tümpeln, bzw. im Litoral größerer Gewässer. Seen und ausgedehnte Teiche zeichnen sich durch eine relative Konstanz ihrer chemischen und physikalischen Koeffizienten aus: die Extreme sind gemildert. Dagegen sind Pfützen und Tümpel gewaltigen Schwankungen ausgesetzt: im Sommer steigt die Temperatur entsprechend ihrer raschen Zunahme im umgebenden Boden in ihnen schneller und höher hinauf als in einem See; das Wasser verdunstet relativ viel stärker, der »Lebensraum« eines jeden Organismus wird enger; die Konzentration der gelösten Stoffe und damit der osmotische Druck des Wassers steigen und nicht selten tritt der Grenzfall ein: völlige Austrocknung. Das andere Extrem, im Winter, besteht in dem völligen Ausfrieren des Wassers, wodurch wiederum ein Leben im allgemeinen unmöglich wird. Demnach ist das Tier des Sees viel konstanteren Bedingungen unterworfen als das Tier im Kleingewässer.

Wenden wir dies auf das Verhalten der Gymnopleen und Podopleen in ihrer Entwicklung an.

Die Gymnopleen sind Bewohner der großen Wässer mit konstanten Bedingungen. Sie haben daher keine Veranlassung, ihre Entwicklung zu beschleunigen; Gefahr, daß die Larven nicht zur Geschlechtsreife und damit nicht zur Fortpflanzung kommen, liegt nicht vor. Und

wenn ein *Diaptomus* (wie *D. vulgaris*, *D. castor*, *D. wierzejskii*) ein kleines Gewässer bewohnt, das auch einmal austrocknen und ausfrieren kann, so ist in der Erhaltung der nach EKMAN primitiven Fähigkeit, Dauereier zu bilden, eine andere Möglichkeit zur Erhaltung der Art gegeben. Bei den Podopleen liegt die Gefahr einer Störung der Entwicklung vor, sowohl durch Austrocknen als durch Ausfrieren. Hier ist die Notwendigkeit der Abkürzung der Metamorphose im Interesse der Erhaltung der Art gegeben. Diese Abkürzung ist eingeleitet, aber noch nicht abgeschlossen.

Daß sie noch nicht abgeschlossen ist, das sehen wir aus der Tatsache, daß die Metanauplien, obwohl relativ wenig verschieden voneinander, doch noch ausgebildet werden. Wir können aber ebenso die Konzentration der Entwicklung auf den ersten Copepodiden als einen Hinweis betrachten, daß dieses Stadium bei einer künftigen weiteren Reduktion, wie sie bei andern Crustaceen bereits eingetreten ist, erhalten bleibt. Der Verlauf der Häutungen würde dann vielleicht folgendem Modus zustreben: Orthonauplius, letzter Metanauplius, erster Copepodid, adultes Tier. Aber auch von der Tendenz, den letzten Metanauplius zu unterdrücken, zeigen sich in der geringen Ausbildung der Rumpfgliedmaßen Andeutungen.

Diese Folgerungen, die aus dem Resultat sich ergeben, sehen wir in der Entwicklung der parasitären Copepoden bestätigt. Dort haben sich die Stadien (nach GIESBRECHTS Angaben in LANGS Handbuch) auf den ersten und letzten Nauplius und Copepodide reduziert; es kann die Verminderung sogar noch weitergehen bis auf den ersten Nauplius und Copepodidstadien. Die Zahl der Copepodide ist dort zum Teil dieselbe wie bei den freilebenden Formen, zeigt also keine Reduktion; dies hängt wohl damit zusammen, daß die Parasiten eine Rückbildung, die auch nur in Häutungen erfolgen kann, durchmachen. Bei allen Formen, das betont GIESBRECHT ausdrücklich, wird die Entwicklung nicht dadurch abgekürzt, daß die ersten Naupliusstadien in das Ei verlegt werden, sondern durch Unterdrückung der Metanauplien; der Orthonauplius verläßt stets die Eihülle. Dies Verhalten zeigen auch die untersuchten Formen.

Aus diesen Resultaten folgen für die Systematik wichtige Schlüsse, die die an morphologischen Merkmalen von MRÁZEK und CLAUS gefundenen Ergebnisse über die Phylogenie der Copepodenfamilien bestätigen, wonach die Diaptomiden die ursprünglichsten Formen sein sollen gegenüber den Cyclopiden (und Harpacticiden) entgegen SCHMEIL (1892, S. 19). Die Gymnopleen haben die größere, ursprünglichere

Zahl von Nauplien erhalten; die Podopleen haben sie reduziert. Daß die verringerte Zahl der Stadien wirklich nicht primitiv ist, zeigt das analoge Verhalten bei andern Tieren, — Cladoceren z. B. haben im allgemeinen die freie Metamorphose aufgegeben —, und die Tatsache, daß die weitere Reduktion der Stadien noch nicht stattgefunden hat, wohl aber vorbereitet ist, ferner die Tatsache, daß bei den sicher jungen Formen der parasitären Copepoden die Einschränkung noch weiter gediehen ist.

Es ergibt sich also eine phylogenetische Gruppierung von primitiven zu höher entwickelten Formen wie folgt: Gymnopleen, Podopleen (Halb- und Ganzparasiten), und bei den Podopleen stehen die Harpacticiden über den Cyclopiden. Diese Aufeinanderfolge zeigt sich auch im einzelnen; als Beispiel sei die Bewehrung der Endopodite der Mandibeln genannt: bei *Diaptomus* wird sie durch einen schwachen Wulst (Andeutung einer Lade) mit einer Anzahl Borsten dargestellt. *Cyclops* trägt ein mächtig entwickeltes Endit mit drei bis vier starken Fiederborsten: hier ist die Lade beweglich. *Canthocamptus* endlich geht noch weiter. Er macht auch noch die Borsten für sich beweglich, er bildet eine Zange. Ähnliches läßt sich beim Endopoditen der zweiten Antenne verfolgen: *Diaptomus* und *Cyclops* zeigen keine besondere Gestaltung, *Canthocamptus* hat sich ein einklappbares Messer erschaffen.

Die Erscheinung, daß in süßem Wasser Formen mit komplizierter Metamorphose so gut wie gar nicht vorhanden sind, ist weit verbreitet. Tiere mit ausgedehnter Metamorphose sind in der Hauptsache Meerestiere: Echinodermen, Würmer, Mollusken. (Die *Dreissena*, die im Süßwasser Larven bildet, ist eingeschleppt.) Auch die überwiegende Fülle der larvenbildenden Cruster sind Meeresbewohner. Eine Metamorphose erleiden im Süßwasser nur die Ostracoden und Copepoden. Die Cladoceren, die die Naupliusperiode völlig ins Ei verlegt haben (außer *Leptodora*, die aber vorzüglich größere Wässer bevölkert), sind beinahe ausschließlich Bewohner der Binnengewässer.

Die Tendenz der Abkürzung der Entwicklung bei den Copepoden stellt also nichts Außergewöhnliches dar, das unterschiedliche Verhalten der beiden Unterordnungen ist biologisch begründet.

Die Bewegung der Copepoden.

Pesta (1908) unterscheidet die Copepoden nach drei Typen: Schweber, Schwimmer und Schlängler. Dabei fallen die Diaptomiden ganz unter die Gruppe der Schweber, die Cyclopiden in der Haupt-

sache unter die der Schwimmer, die Harpacticiden endlich gehören alle dem schlängelnden Typ an. PESTA stellt Beziehungen zwischen Körperbau und Art der Lokomotion auf.

GRAETER (1903), durch den PESTA zu seiner Untersuchung angeregt wurde, unterscheidet ebenfalls Schweber und Schwimmer.

Die Bewegungsweise der Copepoden ist schon oft zu analysieren versucht worden, mit den verschiedensten Resultaten: Klarheit ist keineswegs geschaffen. So werden noch im letzterschienenen Lehrbuch der Zoologie, HESSE-DOFLEIN, Tierbau und Tierleben (1910) die ersten Antennen als Ruderorgane bezeichnet. CHUN hat sie bereits 1896 als Schwebefortsätze erkannt. Daß die großen Antennen den Anschein erwecken, als schlügen sie wie Ruder zurück, hat schon IMHOF gesehen (1888), und er gibt die richtige Deutung: bei dem Stoß werden die schlanken Antennen durch den Widerstand des Wassers dem Körper angelegt.

Ich habe die Bewegung der Copepoden und ihrer Nauplien ebenfalls untersucht und manches von den Angaben bestätigt gefunden, dazu aber doch auch neue Beobachtungen gemacht.

Die Typen, die PESTA aufstellt, sind richtig. Die *Gymnoplea*, z. B. *Diaptomus*, sind Schweber, die niemals eine Unterlage freiwillig berühren. GRAETER gibt völlig richtig die Art der Bewegung und Lage an: zeitweises Schlagen der Ruderfüße, Vorschießen, Ruhen, an den großen Antennen Aufgehängtsein, leichtes Absinken, wiederum Schlagen der Ruderfüße usf. Dadurch soll nach ihm das Schweben ermöglicht sein. Ich kann dies nicht bestätigen, denn auf diese Weise wird die Bewegung von Ort zu Ort bewirkt, aber das Schweben, das viertelstundenlange Beharren in ganz kleinem Raum, z. B. unter dem Gesichtsfeld einer binoculären Lupe bei Seitenansicht, wird anders ermöglicht, nämlich durch das Strudeln der Mundgliedmaßen, vornehmlich der zweiten Antenne. Durch deren nie ruhende Bewegung wird ein Wasserstrom erzeugt in der Absinkrichtung des *Diaptomus*; diese Strömung trägt den *Diaptomus*, d. h. der *Diaptomus* bewegt sich durch Schlagen seiner zweiten Antenne so schnell aufwärts in bezug auf das umgebende Medium, wie das Wasser nach abwärts fließt. Beide Bewegungen sind entgegengesetzt gleich, der *Diaptomus* bleibt also an Ort und Stelle. Dieses Flottieren möchte ich mit dem Tellern eines schwimmenden Menschen vergleichen, der allein durch rasche Hin- und Herbewegung der an den Körper angelegten Hände leicht an der Oberfläche des Wassers sich halten und treiben lassen kann. Daß diese leichte Vibrationsbewegung tatsächlich den *Diaptomus*

fortbewegt, dafür ist der Beweis die Beobachtung, daß ein schnelleres Schlagen der Mundgliedmaßen, das man sehr gut unter der binokulären Lupe unterscheiden kann, das Tier langsam in schräger Richtung nach oben steigen läßt.

Die Fähigkeit des Schwebens haben die Podopleen völlig verloren; sie können sich nicht mehr auf einer Stelle halten, sondern durcheilen das Wasser in raschen Sprüngen, den Körper beliebig gerichtet.

Für die sprunghafte Bewegung der Diaptomiden sowohl wie der Cyclopiden liefern in erster Linie die Schwimmfüße den Impuls durch ihr synchrones Abwärtsschlagen. Zum andern Teile, das ist bisher übersehen worden, trägt das Abdomen zur Bewegung bei, es schlägt ruckweise, aber synchron mit den Ruderfüßen nach vorn. Dadurch wird dem Schlag der Schwimmfüße in gewissem Sinne entgegengewirkt: der Körper wird nach vorn bewegt, aber er überschlägt sich nicht.

Wir haben somit drei Centren für die Bewegung zu unterscheiden:

1. die Schwimmfüße,
2. das Abdomen,
3. die strudelnden Mundgliedmaßen (nur bei Gymnopleen).

Die Steuerung erfolgt in der Hauptsache durch die Furcalborsten, in zweiter Linie durch die erste Antenne. Die Furcalborsten werden beim Schlagen der Schwimmfüße ventral niedergedrückt als Gegenwirkung gegen das eventuelle Überschlagen, das durch die Ruderfüße bewirkt werden könnte, da der Bewegungsimpuls schief zur Körperachse erfolgt. Fehlen die Endborsten, was bei *Cyclops* sehr häufig der Fall ist, so wird das ganze Abdomen stärker einwärts gebogen und wirkt so als Steuer. Die Funktion der ersten Antenne besteht außer der Verwendung als Schweborgan in der Stabilisierung und Steuerung. Die lange Antenne wirkt bei *Diaptomus* wie eine Balancierstange, sie ermöglicht eine symmetrische Haltung, die für das gleichmäßige Zuströmen und Durchseihen des Wassers nötig ist.

Zum andern dienen sie als Steuerorgane, namentlich bei *Cyclops*, in seinen Kreuz- und Quersprüngen. Durch Heben oder Senken der einen Antenne erfolgt ein Auf- oder Absteigen; sie wirken bei rascher Bewegung ähnlich den Tragflächen der Flugmaschinen. Ich habe mehrfach Cyclopen beobachtet, die durch Heben der einen und Senken der andern Antenne sich auch über einer kleinen Grundfläche in spiralig auseinander gezogenen Kreisen emporschraubten. Die steifgehaltenen Antennen sind in dieser Beziehung den Stabilisier- und

Steuerflächen an Cladoceren gleichzustellen, die WOLTERECK (1913) beschrieben hat; nur liegen hier die Verhältnisse noch viel mannigfaltiger, die Kombinationsmöglichkeiten sind viel größer, da diese Organe hier willkürlich in ihrer Haltung verändert werden können.

Versuche, die Antennen einseitig in verschiedener Länge wegzuschneiden und den Einfluß auf die Bewegung zu untersuchen, mißlang am Eingehen der Tiere, da ich nur den empfindlichen *Diaptomus gracilis* verwenden konnte, robustere Formen mir aber (Spätsommer 1913) nicht zur Verfügung standen.

Noch ein Wort folge über die Bewegung der Nauplien. Diese Bewegung kann man kurz charakterisieren als Daphnidenbewegung: das Hauptruderorgan ist die zweiästige zweite Antenne; sie wird unterstützt von der ersten. Der namentlich bei *Diaptomus* schlanke Körper und der hochgelegene Angriffspunkt der Bewegung lassen die Tiere senkrecht im Wasser schwimmen. Die Körperachse wird zuweilen (*Diaptomus*) durch die Endborste stark verlängert, durch die eine weitere Stabilisierung erzielt wird.

Die Nahrungsaufnahme der Copepoden.

Mit der verschiedenen Form der Bewegung der Gymnopleen und Podopleen steht die verschiedene Art der Nahrungsaufnahme im Zusammenhang. Auch hierin zeigen die Gymnopleen ein primitiveres Verhalten. Wir haben gesehen, daß die Centropagiden vermöge der dauernden Bewegung der zweiten Antenne flottieren können. Bei diesem Schweben erzeugen sie eine Strömung, die das Wasser in ziemlich weitem Umfange in Bewegung versetzt und durch ihre Mundgliedmaßen fließen läßt. Die Maxillen sind als Seihapparate prächtig ausgestaltet, die alles Corpusculäre in herbeigestrudeltem Wasser ohne Wahl auffangen. Das Brauchbare wird an die Mundöffnung gebracht und aufgenommen, das Ungeeignete durch einen schwachen Schlag der Ruderfüße, der einen Zug erzeugt, entfernt. Solange die Tiere fressen, unterbleibt die Strudelung der zweiten Antenne. Infolgedessen sinken sie ein Stück abwärts.

Die Podopleen haben die Fähigkeit des Strudelns nicht ausgebildet. Sie suchen sich ihre Nahrung aktiv, indem sie in beliebiger Richtung hin- und herschießen und Nahrungspartikel ergreifen. Sie halten ihre zweite Antenne gerade vor, so daß der Eindruck tatsächlich entsteht, als hätte man es mit »vierhörnigen« Tieren zu tun, wie die alten Namen oft angeben: *Monoculus*, *Cyclops quadricornis*. Diese vorgehaltene zweite Antenne ist es auch, mit der der *Cyclops* größere Objekte, eine

junge Daphnide z. B. erfaßt. *Cyclops* ergreift nicht nur frei im Wasser suspendierte Teilchen, sondern er sucht seine Nahrung auch auf Unterlagen. Das kann man jederzeit beobachten, wenn er z. B. an der Aquariumswand die Algenflecke abgrast oder auf dem Boden der Zuchtgläser die niedergesunkenen Chlorellen frißt. Nach HÖRHAMMER (1910) hat *Cyclops* auch Bakterienkulturen von ihrem Substrat abgeweidet. Ausschließlich von Unterlagen nimmt *Canthocamptus* die Nahrung auf.

Die Nahrungsaufnahme der Nauplien habe ich nur bei *Canthocamptus* unter dem Mikroskop beobachten können, bei den schwimmenden Nauplien trotz binoculärer Lupe nicht. Die Harpacticidennauplien sieht man im Tropfen über Partikeln des Grundes (zusammengeballte Algen, Detritus) emsig hinwegkriechen, wobei sie, wie oben angedeutet ist, sich auch auf die Borsten des zweiten Gliedes der Vorderantenne stützen. Beim Fressen bringen sie Chlorellen z. B. hauptsächlich mit der Zange der Mandibel in die Mundöffnung. Durch kleine Haare, die unterhalb dieser und an der Mundkappe stehen, ist eine Art Reuse gebildet, so daß ein Ausweichen der Nahrung nach der Seite verhindert wird. Bei dieser Bewegung der Mundgliedmaßen beim Fressen nach vorn wird ein Bewegungsimpuls des ganzen Tieres nach rückwärts erzeugt. Aber diese Bewegung und damit ein Verlieren des Futters verhindern Säume kleiner Dornen auf den Basalia der zweiten Antenne und Mandibel, die das Tier am Grunde festhalten.

Die Witterung der Nahrung.

(Theorie einer mechanischen Schwarmbildung.)

Angeregt durch die Versuche HÖRHAMMERS (1910) über das Vertilgen von Typhusbakterien durch Copepoden habe ich denselben Versuch mit Algenfutter (Chlorella) angestellt. HÖRHAMMERS Interesse war ein medizinisch bedingtes (Reinigung der Gewässer). Ich stellte die Frage: Können die Cyclopiden dargebotenes Futter aufspüren, durch irgendwelchen Sinn wahrnehmen?

HÖRHAMMER hatte in ein H-förmiges Rohr auf der einen Seite Bakterienklümpchen (durch Centrifugieren gewonnen) eingebracht, auf der andern Seite Cyclopiden. Dann bemerkte er ein rascheres Überwandern aus dem einen Kolben in den andern als im Kontrollversuch mit beiderseits reinem Wasser. Analoge Versuche habe ich angestellt, bin aber zu andern Resultaten oder doch andern Schlüssen gekommen. Ich setzte als Vorversuch z. B. 60 Cyclopen vorsichtig

unter Absperrung der Verbindungsstücke in der einen Seite ein. Es ergab sich, daß am andern Tage auf der Einsetzseite 29, auf der andern 28 und in den Verbindungsstücken drei Cyclopen sich aufhielten: es war also ein völliger Ausgleich eingetreten. Dies Resultat überraschte mich, denn ich hatte bedeutend weniger erwartet. Mein Gedankengang war folgender gewesen: der Cylindermantel hat eine Fläche von 63 qcm, davon sind freigegeben durch die Verbindungsstücke 6 qcm, vom ganzen also 6/63 = 1/10. Wenn die Tiere beliebig nach allen Seiten schwimmen, können sie nur an $^1/_{10}$ der begrenzenden Fläche durchkommen, also auch nur $^1/_{10}$ der Tiere oder sechs in den Verbindungsgang eintreten. Was ich anfänglich übersehen hatte, war, daß die Tiere ja beim Anstoßen an die Wand eine neue Richtung erhalten, also neu gezählt werden müssen. Nach der Zeit, bis jedes Tier im Durchschnitt einmal an die Wand gekommen ist, beginnt der Versuch von neuem, also von dem Rest würde wieder $^1/_{10}$ durch die Pforte schlüpfen usf. Anderseits gelten für den zweiten Cylinder genau dieselben Bedingungen für das Rückwandern, so daß im Endzustand nach genügend langer Zeit gleichviel hinüber und herübergehen.

Für mich kam es nunmehr darauf an, zu sehen, ob in der Seite mit Futter eine Anhäufung von Cyclopen stattfand oder nicht. Eine Ansammlung habe ich beobachten können, und zwar ist sie ziemlich beträchtlich, rund 40 gegen 20. Und zwar glaube ich dies einzig und allein auf die Anwesenheit von Nahrung schieben zu sollen; denn ich war bestrebt, alle übrigen Faktoren auszuschalten. Ungleich starke Beleuchtung und dadurch bedingte ungleichmäßige Verteilung infolge von Phototaxis waren vermieden, indem ich die Versuche im Dunkeln ausführte. Durch die Dunkelheit war eine Sauerstoffentwicklung ausgeschlossen, die die Tiere auch anlocken würde; die Kohlendioxydbildung war nicht unterdrückt, sie würde aber einen Fehler in entgegengesetzter Richtung hervorrufen. Temperatureinflüsse habe ich ausgeschaltet, indem ich die Versuche in ungeheiztem Zimmer ohne jede Quelle für Wärmestrahlen, die einseitig wirken könnten, vornahm. Die täglichen Temperaturschwankungen machen nichts aus, da sie das ganze System betreffen.

Die Nahrung hat also eine Konzentration der Tiere bewirkt. Und doch ist damit noch nicht bewiesen, daß diese Wirkung, chemotaktisch etwa, durch Witterung erfolgt, wie es für das Zusammenkommen der Geschlechter NEUBAURS nette Versuche zeigen (1913). Diese Ansammlung der Cyclopen kann auf Witterung beruhen, kann aber auch rein mechanisch erfolgen.

Wenn wir einseitig reich füttern, eine »Wolke« von Chlorellen dem Wasser zusetzen, so bilden diese Algen einen »Schwarm«. Anderseits haben wir eine Menge beliebig angeordneter Tiere, die, wie der Versuch zeigt, nach recht kurzer Zeit im ganzen Raum sich gleichmäßig verteilen und wirr durcheinander schwimmen. Die Tiere haben im Durchschnitt eine gleiche Entfernung voneinander; diese ungefähr gleiche Verteilung im Wasser wird ja von Hydrobiologen immer wieder betont. Wenn nun diese Tiere in einen eventuell künstlich hervorgerufenen Schwarm von Futter kommen, so werden sie fressen und ihre Bewegung einstellen. Unterdes ist aber auch das Nachbartier in die Futterwolke eingedrungen, macht Halt, jetzt nur noch in einem Bruchteil der früheren Entfernung von dem nächsten usf. Dies gibt dann ganz mechanisch einen Schwarm von Tieren. So könnte die Anreicherung der Cyclopen in der Futterzone auch begründet werden.

Übertragen wir diesen Laboratoriumsversuch ins große, in die Natur. Dann würde der Tierschwarm sich, da beliebig viele Tiere zur Verfügung stehen, als ein wohl abgeschlossenes Ganze erweisen. Denn wenn die Futterwolke von Tieren erfüllt ist, dann stellt sich als Endzustand ein Gleichgewicht her, in welchem ebenso viele Tiere hinaus wie hinein gehen, analog den Anschauungen der kinetischen Gastheorie von einem festen Körper. Jeder einzelne *Cyclops* entspricht dann einer Molekel.

Die Hydrobologie lehnt ja eine Schwarmbildung ab, und auch die neuesten Befunde von LANTZSCH (1914) und COLDITZ (1914) lassen eine gleichmäßige Verteilung des Centrifugenplanktons wie auch des Zooplanktons erkennen. Die mechanische Theorie der Schwarmbildung passiv beweglicher Organismen, die W. OSTWALD (1913) versucht, ist, soweit ich sehe, physikalisch allgemein nicht haltbar, gilt nur für vertikale Verteilung, nicht aber für horizontale. Eine Schwarmbildung der passiv beweglichen Planktonten ist Voraussetzung für die Schwarmbildung der aktiv beweglichen. Noch wird die der passiv beweglichen bestritten, so daß diese Schwarmbildung, wie gezeigt, sich bislang nur im Experiment verifizieren läßt.

Die Nahrung der Copepoden.

Über die Frage nach der Ernährung der Copepoden werden die widersprechendsten Angaben gemacht: Detritus, Centrifugenplankton, Phytoplankton, größere Organismen, alles das wird als Nahrung behauptet und alles wird bestritten. Und doch lassen sich wohl alle Be-

funde miteinander in Einklang bringen, denn die Copepoden verhalten sich nicht einheitlich. Sie sind stark verschieden untereinander. Die verschiedene Art der Nahrung hängt mit der verschiedenen Art der Nahrungsaufnahme zusammen, und diese ist eine Folge der verschiedenen Art der Bewegung. Wenn z. B. LOHMANN (1909) sagt: »Dies beweist . . . . ., daß die Copepoden keine Räuber sind, die ihre Beute ergreifen, sondern daß sie . . . . das von ihnen durchschwommene Wasser abfiltrieren und den Filterrückstand aufschlürfen«, so ist das völlig richtig, wenn man dazu weiß, daß die Copepoden, auf die er sich bezieht, *Calanus gracilis* und *C. tenuicornis*, Gymnopleen sind.

Will man allgemein für die Copepoden die Nahrung angeben, so muß man sagen, sie sind Omnivoren, sie fressen alles, was sie finden, wenn es nicht zu groß und nicht zu klein ist.

Die Gymnopleen als »passive« Fresser strudeln sich die im Wasser suspendierten Partikelchen zu und sammeln sie auf ihrem von den Mundgliedmaßen gebildeten Reusenapparat. Je reiner das Wasser von Detritus ist, im Meer und in großen, tiefen Seen, um so mehr lebende Nahrung nehmen die Gymnopleen auf; eine aktive Scheidung zwischen geformter und desorganisierter Nahrung findet nicht statt. Bis zu welcher Kleinheit das Nannoplankton aufgenommen wird, hängt nur von der Dichtigkeit der Reuse ab, ist also für die einzelnen Formen verschieden.

Die Podopleen sind »aktive« Fresser, sie erfassen die Nahrung. Naturgemäß wird bei ihnen als Tieren des Litorals und kleinerer Gewässer ein guter Teil der Nahrung aus Detritus bestehen, anderseits aber grasen sie Unterlagen, Pflanzen, Laub usw. ab. Sie fressen aber auch Centrifugenplankton, wie die Fütterung aller meiner Kulturen mit Chlorellen zeigt. Auch hier ist eine untere Grenze der Größe gegeben: HÖRHAMMER beschreibt in dem oben berichteten Versuch, daß die Cyclopen Bakterien vertilgen, wenn er sie centrifugiert, also in Klumpen zusammengeballt hatte, oder sie weiden ganz eingebrachte Kulturrasen ab; aber er konstatierte keine Abnahme der Bakterien, bei deren Verteilung im Wasser. Die Typhusbazillen waren zu klein zur Aufnahme.

Über die Ernährung der Nauplien kann ich nur die Angabe machen, daß die Tiere sich in meinen Kulturen bei ausschließlicher Chlorellenfütterung sehr gut gehalten haben, und zwar von allen drei Familien. Es können natürlich auch Protisten im Kulturwasser gewesen sein, aber die Chlorellen habe ich vielfach im Darm gefunden.

Der Gang der Entwicklung. Dauereibildung.

Wie bereits mehrfach betont, habe ich alle Stadien in Reinkulturen selbst gezogen. Hinsichtlich der Schnelligkeit der Entwicklung kommen die größten Verschiedenheiten vor. Die Extreme für die Ausbildung des eben entschlüpften Nauplius bis zum geschlechtsreifen Tier liegen zwischen 19 Tagen und etwa 3 Monaten. *Canthocamptus* habe ich in einer Kultur im Februar-März 1913 in 19 Tagen bis zur Bildung des Eisäckchens gebracht. Die normale Dauer der Entwicklung ist etwa 30—40 Tage. Das Minimum für *Diaptomus* waren 29 Tage, für *Cyclops* 26; für die Dauer bis zur Häutung zum ersten Copepodiden sind die entsprechenden Zahlen 6, 9, 8 Tage.

Die Entwicklungsdauer hängt von verschieden Faktoren ab, der wichtigste ist nach meinen Erfahrungen die Größe des Lebensraumes, der jedem Individuum zukommt. Wollte ich zum Vergleich Nauplien verschiedener Stadien gleichzeitig erhalten, so setzte ich in gleich großen Gefäßen verschieden starke Kulturen an. Unter gleichzeitiger Verschlechterung der andern Faktoren habe ich dann Naupliusstadien etwa 6—7 Wochen lang züchten können, ehe die Metamorphose eintrat.

Als weitere Faktoren kommen in Frage Temperatur, Nahrung, Sauerstoffgehalt, Reinheit des Wassers. Im allgemeinen kann man behaupten, daß eine Steigerung der Temperatur eine Beschleunigung der Entwicklung herbeiführt, aber bereits bei Zimmertemperatur (18° C) hört die beschleunigende Wirkung, wenigstens bei *Canthocamptus staphylinus*, auf. Er entwickelt sich am raschesten bei etwa 8—10°.

Die alten Tiere, die ich im Kühlen, zum Teil im Eisschrank, den ganzen Sommer über in Eiproduktion erhalten habe, stellen diese bei einer Temperatur von rund 12° ein; im Mai verschwand *Canthocamptus staphylinus* in den beiden Jahren 1912 und 1913 in den von mir beobachteten Gewässern, während er im Winter, November bis März, in unzähligen Tausenden vorhanden war.

Sauerstoffmangel, wenig Nahrung, Unreinheit des Wassers (viel Bakterien) ließen die Kulturen ebenfalls sich sehr langsam entwickeln, zum Teil völlig eingehen. Überhaupt ist zu konstatieren, daß von den eingesetzten Eiern nur ein Bruchteil bis zur völligen Ausbildung kommt. Daher war es nicht möglich, zu bestimmen, ob aus einem Eisack nur Weibchen oder nur Männchen hervorgehen, ob dasselbe Weibchen während seines ganzen Lebens nur ein Geschlecht produziert.

Die Dauer, bis das Ei verlassen wird, ist recht verschieden; bei

Podopleen kann man damit rechnen, daß am andern oder übernächsten Tag die Nauplien ausgeschlüpft sind: was am dritten Tag noch in den Eihüllen liegt, kommt im allgemeinen nicht mehr zur Entwicklung. Anders ist es bei den Gymnopleen. Von *Diaptomus wierzejskii* blieben Eiballen zuweilen 12—14 Tage unentwickelt und lieferten dann noch Embryonen. Ähnlich war es auch bei *D. vulgaris*. Von *D. salinus* fand ich im Juni auf dem grünen Algengrund des Zuchtglases rote Eisäckchen in großer Zahl mit meist vier bis fünf Eiern liegen: ich isolierte die Eiballen und hielt sie unter Kontrolle: nicht ein einziger Nauplius entschlüpfte bis Anfang September, wo mir beim Umbau dos Zoologischen Instituts die Kulturen verloren gingen. Ich stehe aber nicht an, diese Eier als Dauereier anzusprechen, besonders da *D. salinus* nach COLDITZ (1914) ein ausgesprochenes Maximum im Juni-Juli zeigt mit raschem Abfall im August-September. Ein solches ausgeprägtes Maximum kann ich auch für *Diaptomus wierzejskii* angeben. Im April 1912 erfuhr ich zuerst von seiner Anwesenheit; er war in großen Mengen in dem oben beschriebenen Lehmloch in Zuckelhausen anzutreffen. Das Wasser hatte damals noch eine Tiefe von 30—50 cm; Ende Mai war es in dem in seiner ersten Hälfte recht warmen Sommer 1912 fast völlig eingetrocknet, nur in der Mitte, in Löchern, stand es noch einige Zentimeter hoch. Da habe ich die *Diaptomi* buchstäblich geschöpft. Mitte Juni, es hatte inzwischen einmal tüchtig geregnet, waren fast alle verschwunden. Im August setzte die Regenperiode ein, der Tümpel füllte sich wieder, Anfang September aber fing ich trotz langen Fischens nur drei Weibchen. Im Frühjahr (April) 1913 war der *Diaptomus* wieder in großer Zahl vorhanden, wenn auch nicht in den Massen, wie das Jahr vorher. Mitte Mai war er wieder fast völlig verschwunden. Auch hier habe ich kein Bedenken, Dauereibildung anzunehmen, die angedeutet ist durch das späte und unregelmäßige Ausschlüpfen der Nauplien, zumal im trocknen Sommer 1911 der Tümpel sicher ausgetrocknet gewesen ist. Und endlich kann ich für *Diaptomus vulgaris* ein ähnliches Verhalten berichten: in einem Becken im Garten des Zoologischen Instituts trat dieser *Diaptomus* Mitte Mai in unreifen Copepodiden auf, war bis Mitte Juni in ungezählten Mengen vorhanden, um dann sehr rasch zu verschwinden. Von Oktober bis April war nichts von ihm zu sehen. Dasselbe plötzliche, fast gänzliche Verschwinden innerhalb 14 Tagen habe ich auch in den Wermsdorfer Teichen (Doktorteich) beobachtet. Auch hier ist für dies Verhalten Dauereibildung, wie sie WOLF (1903) beschrieben hat, in Anspruch zu nehmen.

IV. Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Die Entwicklung der freilebenden Copepoden geht in ihren Grundzügen parallel, im einzelnen ist sie in den beiden von GIESBRECHT aufgestellten Unterordnungen verschieden. Diese Unterordnungen sind demnach wohlbegründet.

Diese Verschiedenheit der Entwicklung besteht in zweierlei Tatsachen:

Erstens ist die Zahl der Stadien verschieden: die Gymnopleen besitzen sechs Nauplien und sechs Copepodide, die Podopleen nur fünf Nauplien und ebenfalls sechs Copepodide. Die Reduktion ist durch Zusammenziehen der beiden ersten Stadien, der Orthonauplien der Gymnopleen auf einen Orthonauplius erfolgt.

Zweitens ist die Entwicklungsintensität auf die einzelnen Stadien bei beiden Unterordnungen verschieden verteilt. Bei den Gymnopleen geht die Ausbildung von Stadium zu Stadium ungefähr in gleichem Maße vor sich; bei den Podopleen wird die Entwicklung auf einige Stadien, namentlich den ersten Copepodiden zusammengedrängt, der sehr schwach angelegte Organe zu (beinahe) definitiver Gestaltung bringt. Es zeigt sich die Tendenz, die Zahl der Larven zu reduzieren, etwa auf Orthonauplius, letzten Metanauplius, ersten Copepodid, wie es die parasitären Copepoden bereits getan haben.

Für die Systematik und Phylogenie ergibt sich, daß die MRÁZEK-CLAUSsche Annahme der Gymnopleen als primitiveren Formen zu Recht besteht. Die Harpacticiden sind weiter spezialisiert als die Cyclopiden.

Für die morphologischen Resultate im einzelnen sei auf die Tabellen S. 278—289 verwiesen.

Leipzig, am 15. Mai 1914.

Literaturverzeichnis.

BREHM, V. 1913. Über die Harpacticiden Mitteleuropas. I., II. In: Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonk. Bd. VIII. S. 313—318, 575—588. 1912 u. 1913.

BRONN, G. H. 1866—79. Die Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. V. 1. Crustacea von A. Gerstaecker. Leipzig u. Heidelberg 1866—1879.

BURCKHARDT, G. 1900. Quantitative Studien über das Zooplankton des Vierwaldstättersees. Mitt. Naturf. Gesellschaft. Luzern 1900.

CANU, EUGÈNE. 1892. Les Copépodes du Boulonnais. Morphologie, Embryologie, Taxonomie. Lille 1892.

CHUN, CARL. 1896. Atlantis. Biologische Studien über zoologische Organismen. Bibl. Zoologica. Bd. VII. Heft 19.

CLAUS, Carl. 1858. Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden. Archiv für Naturgesch. 24. Jahrg. Bd. I. S. 1—76.

— 1862. Untersuchungen über die Organisation und Verwandtschaft der Copepoden. Würzburger naturw. Zeitschrift. Bd. III. S. 51—103.

— 1863. Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeeres. Mit 37 Tafeln. Leipzig 1863.

— 1876. Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlagen des Crustaceen-Systems. Ein Beitrag zur Deszendenzlehre. Wien.

— 1892. Neue Beobachtungen über die Organisation und Entwicklung von Cyclops. Ein Beitrag zur Systematik der Cyclopiden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. X. S. 283—356. 1892.

COLDITZ, VOLKMAR. 1914. Beiträge zur Biologie des Mansfelder Sees mit besonderen Studien über das Centrifugenplankton und seine Beziehungen zum Netzplankton der pelagischen Zone. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. CVIII. S. 520—630. 1914.

DAKIN, W. J. 1908. Notes on the alimentary canal and food of the Copepoda. Internat. Revue d. gesamt. Hydrobiol. und Hydrographie. Bd. I. S. 772—782. 1908.

DEGEER, BARON KARL. 1778 (83). Abhandlungen zur Geschichte der Insekten. VII. Bd. Nürnberg 1783. (Deutsche Übersetzung von: Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. Stockholm 1778.)

H. DIEFFENBACH u. R. SACHSE. 1911. Biologische Untersuchungen an Rädertieren in Teichgewässern. Intern. Revue d. ges. Hydrob. u. Hydrogr. Biol. Suppl. III. Serie. S. 1—93. 1911.

*FISCHER, S. 1851. Beiträge zur Kenntnis der in der Umgegend von St. Petersburg sich findenden Cyclopiden. Bull. de la soc. imp. des Naturalistes de Moscou. Tome XXIV. 2. S. 409—439.

— 1853. Dasselbe. Fortsetzung. Ebenda. Bd. XXVI. 1. S. 74—100.

GIESBRECHT, W. 1895. Mitteilungen über Copepoden 6. Zur Morphologie der Maxillipiden. Mitteil. Zool. Station Neapel. Bd. XI. S. 83—106. 1895.

— 1913. Crustacea. In: ARNOLD LANG, Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. Bd. IV. Arthropoda. 1. u. 2. Lfg. Jena 1913.

W. GIESBRECHT u. O. SCHMEIL. 1898. Copepoda I. Gymnoplea. Das Tierreich; herausgeg. v. F. E. SCHULZE. 6. Lfg.

GRAETER, ALB. 1903. Die Copepoden der Umgebung Basels. Revue Suisse de Zool. T. 11. S. 419—541. 1903.

GROBBEN, CARL. 1881. Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis Goodsir. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. III. S. 243—282. 1881.

HAECKER, VAL. 1901. Über die Fortpflanzung der limnetischen Copepoden des Titisees (Fortpflanzungscyklus, Geschlechtssonderung, Geschlechtsverhältnis). Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. B. Bd. XII. S. 1—33. 1901.

Die mit * bezeichneten Arbeiten waren mir nicht zugänglich.

R. Hesse u. F. Doflein. 1910. Tierbau und Tierleben. I. Bd. R. Hesse, Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Leipzig u. Berlin 1910.

Hoek, P. P. C. 1877. Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. II. Zur Embryologie der freilebenden Copepoden. Niederländ. Arch. f. Zool. Bd. IV. S. 55—74. 1877/78.

Hörhammer, Clemens. 1910. Untersuchungen über das Verhalten niederer Crustaceen gegenüber Bakterien im Wasser. Arch. f. Hygiene. Bd.73. S. 183 ff. 1910.

Jmhof, O. E. 1888. Fauna der Süßwasserbecken. Zool. Anz. Bd. XI. S. 166 bis 179.

*Jurine, Louis. 1797. Sur le Monoculus quadricornis. Bull. scienc. soc. philomat. I. 1. S. 116. 1797.

*— 1798. Sur le Monoculus castor. Ebenda. II. S. 73.

— 1820. Histoire des Monocles, qui se trouvent aux environs de Genève. Genève et Paris 1820.

Kammerer, Paul. 1913. Pansymbiose. Die Naturwissenschaften. 1. Jahrg. S. 1222—1225. 1913.

Kessler, Erich. 1912. Über eine Abart von Canthocamptus staphylinus: Canthocamptus staphylinus var. Thallwitzi nov. var. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. Bd. VIII. S. 179—198. 1912/13.

— 1913. a. Dauereier von Heterocope saliens Lilljeborg. Zool. Anz. Bd. XLI. S. 546—548.

— 1913. b. Parastenocaris brevipes nov. gen. et nov. spec., ein neuer Süßwasser-Harpacticide. Zool. Anz. Bd. XLII. S. 514—520.

— 1913. c. Zur Kenntnis der Harpacticidengattung Parastenocaris mihi. Zool. Anz. Bd. XLIII. S. 250—254.

Klintz, J. H. 1908. Versuche über das geringe Regenerationsvermögen der Cyclopiden. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. XXV. S. 125—134. 1908.

Koch, C. L. 1835—41. Deutschlands Crustaceen, Myriapoden und Arachniden. 35. Heft. Regensburg 1835—41.

Krüger, Paul. 1910. Beiträge zur Kenntnis der Oogenese bei Harpacticiden nebst biologischen Beobachtungen. Arch. f. Zellforschung. Bd. VI. 1910/11.

Lantzsch, Kurt. 1914. Studien über das Nannoplankton des Zugersees und seine Beziehung zum Zooplankton. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. CVIII. S. 631—692. 1914.

Leeuwenhoek, Antonius a. 1699 (1719). Continuatio arcanorum naturae. Opera omnia Tom. III. p. 135—145. Lugduni Batavorum MDCCXIX.

Lohmann, H. 1909. Die Gehäuse und Gallertblasen der Appendicularien und ihre Bedeutung für die Erforschung des Lebens im Meere. Verhdl. d. deutsch. Zool. Ges. 19. Vers. S. 200—239. 1909.

Mac Bride, E. W. 1899. The Movements of Copepoda. Quart. Journ. of Microsc. Science. Vol. 42. New Series. 1899.

Maupas, M. 1892. Sur le Belisarius Viguieri, un nouveau Copépode d'eau douce. Compt. Rendus. T. 115. S. 135. 1892.

Mrázek, Al. 1894. Beitrag zur Kenntnis des Harpacticidenfauna des Süßwassers. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. Bd. VII. S. 89—130. 1894.

Müller, Otho Fridericus. 1785 (1792). Entomostraca seu Insecta testacea, quae in aquis Daniae et Norvegiae reperit, descripsit et iconibus illustravit. Francfurti ad Moenum 1792. (Lipsiae et Havniae 1785.)

Neubaur, Rud. 1913. Über Beziehungen zwischen Cyclops fuscus (Jur.), Cyclops albidus (Jur.) und dem angenommenen Bastard Cyclops distinctus (Rich.). Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. Bd. XXXIV. S. 117—186. 1913.

Oberg, Max. 1906. Die Metamorphose der Planktoncopepoden der Kieler Bucht. Wiss. Meeresuntersuchungen, herausgeg. v. d. Komm. z. wiss. Untersuch. d. deutsch. Meere in Kiel u. d. biol. Anstalt i. Helgoland. Neue Folge. Bd. IX. S. 39—103. Abt. Kiel 1906.

Ostwald, Wolfgang. 1913. Über mechanische Schwarmbildung beim Plankton. Bibliotheca Zool. Bd. XXVI. Heft 67. Festschr. f. Carl Chun. S. 227—247. 1913.

Pesta, Otto. 1908. Copepodentypen. Betrachtungen über Körperbau und Lebensweise. Sitzungsber. K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. CXVII. I. Abt. S. 561, 571. 1908.

Rathke, Heinrich. 1833. Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Tiere. II. Teil. Leipzig 1833.

Rehberg, Herm. 1882. Weitere Bemerkungen über die freilebenden Süßwassercopepoden. Abh. Naturw. Ver. Bremen. Bd. VII. 1882.

— 1884. Beiträge zur Naturgeschichte niederer Crustaceen (Cyclopiden, Cypriden). Ebenda. Bd. IX. S. 1—18. 1884. (Auch als Diss. Jena.)

Schmeil, Otto. 1892—1898. Deutschlands freilebende Süßwassercopepoden. 1892.

1892. I. Teil: Cyclopidae. Bibl. Zool. Bd. IV. Heft 11.

1893. II. Teil: Harpacticidae. Ebenda. Bd. V. Heft 15.

1896. III. Teil: Centropagidae. Ebenda. Bd. VIII. Heft 21.

1898. Nachtrag. Ebenda. Bd. VIII. Heft 21.

Wolf, Eugen. 1903. Dauereier und Ruhezustände bei Copepoden. Zool. Anz. Bd. XXVII.

Woltereck, Rich. 1913. Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursache der sogen. »Schwebe-Fortsätze« pelagischer Cladoceren. Bibl. Zool. Bd. XXVI. Heft 67. Festschr. f. Carl Chun. S. 475—550. 1913.

Zschokke, F. 1908. Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit. Verhandl. Deutsch. Ges. 18. Vers. S. 21—77. 1908.

Bemerkungen zu den Abbildungen.

Die Zeichnungen sind unter gleichen Bedingungen angefertigt:

Alle Nauplien (Fig. 1—6, 8—12, 14—18) sind mit Leitz Obj. 8, Oc. I., 152 mm Tubuslänge,

alle Copepodide (Fig. 7, 13, 19) sind mit Leitz Obj. 5, Oc. III., 152 mm Tubuslänge

mit dem Zeichenapparat hergestellt.

Die Fig. 1—13 sind zur Reproduktion auf $^1/_3$, die Fig. 14—19 auf $^1/_2$ verkleinert.

Es stellen dar:

1. Fig. 1—6, Nauplien von *Diaptomus vulgaris*,
   Fig. 7, 1. Copepodid von *Diaptomus vulgaris;*
2. Fig. 8—11, Nauplien von *Cyclops strenuus*,
   Fig. 12, 1. Copepodid von *Cyclops strenuus;*
3. Fig. 13—18, Nauplien von *Canthocamptus staphylinus*,
   Fig. 19, 1. Copepodid von *Canthocamptus staphylinus.*

Die den Gliedmaßen angeschriebenen Bezeichnungen bedeuten:

at' = 1. Antenne; *at''* = 2. Antenne; *md* = Mandibel; *mx'* = 1. Maxille; *mx''* = 2. Maxille; *mp* = Maxilliped; *plp'* = 1. Schwimmfuß; *plp''* = 2. Schwimmfuß; *plp'''* = 3. Schwimmfuß.

Zur Anatomie und Histologie des Cephalopodenauges.

Von

Arno Glockauer

(Leipzig).

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 37 Figuren im Text.

Inhalt.

Vorliegende Arbeit ist auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. Carl Chun, entstanden. Leider hat ihn während des Abschlusses meiner Arbeit der unerbittliche Tod von seiner

Wirkungsstätte abgerufen. Ihm sowohl wie Herrn Prof. Dr. Woltereck fühle ich mich für die gütige Unterstützung, die sie mir jederzeit zuteil werden ließen, zu großem Danke verpflichtet.

In dem ersten Abschnitt ist es meine Aufgabe, eine vergleichend-anatomische Darstellung der äußeren Augenmuskeln zu geben und auf Grund der anatomischen Untersuchungen die funktionelle Bedeutung dieser Muskeln zu erörtern. Die mit in Frage kommenden Knorpelgebilde des Auges sollen anschließend besprochen werden. In einem zweiten Abschnitt werde ich in den Vordergrund meiner Betrachtung die Anatomie und Histologie von *Chiroteuthis imperator* stellen und die mir bei andern Arten als wesentlich aufgefallenen Besonderheiten ergänzend einfügen.

Zur Untersuchung gelangten folgende Arten:

I. Oegopsiden:
Illex Coindetii
Todarodes sagittatus
Ommatostrephes sagittatus
Chiroteuthis imperator
Abraliopsis Morisii

II. Myopsiden:
Sepia officinalis
Loligo media
Loligo marmorae
Rossia macrosoma

III. Octopoden:
Octopus vulgaris
Eledone moschata
Argonauta argo.

Vorbemerkungen.

Bevor ich den speziellen Teil der Arbeit beginne, will ich eine kurze Beschreibung der Anatomie des Auges, z. B. der Decapoden, vorwegnehmen (Fig. 27). Als Orientierung wähle ich die sogenannte physiologische.

Die Orbita des Auges wird zum Teil von Knorpel, zum Teil von einer häutigen Kapsel gebildet. Der Orbitalknorpel umfaßt besonders von hinten und innen schüsselförmig das Auge. Sein vorderer Rand, der, da er nicht weit um das Auge herumfaßt, medianwärts gelegen ist, gibt einen langen, schmalen Knorpelstiel, den Trochlearknorpel, ab.

Die Augenkapsel entspringt rings vom Orbitalknorpel und spaltet sich in ein parietales und viscerales Blatt. Sie umfaßt medianwärts außer dem Bulbus das Ganglion opticum und den weißen Körper.

Das parietale Blatt bildet die eigentliche Kapsel, bestehend aus einer Muskelhaut, die sich an das subcutane Bindegewebe anlegt.

Das viscerale Blatt entspringt vom Orbitalknorpel dünn beginnend und verläuft bis zum Rande der Iris, wo sie an dem herabhängenden Lappen verdickt aufhört.

Es besteht aus der Argentea externa (*Ar. e*) und aus der die äußeren Augenmuskeln (*m*) ausmachenden Schichte, deren Beschreibung im speziellen Teil erfolgen soll.

Unter diesen Muskeln liegt die Argentea interna (*Ar. i*), die sich in ihrem ganzen Verlauf der Sclera eng anschließt. Die Sclera setzt sich aus drei Teilen zusammen: 1. dem Irisknorpel (*Jk*), 2. dem Äquatorialknorpel (*Ae*), 3. der hinteren Knorpelhaut (*hkn*). Die hintere Knorpelhaut ist an der Durchtrittsstelle der Sehnerven siebförmig durchlöchert. Hinter der Ansatzstelle der Augenkapsel, vor allem an der hinteren Fläche des Bulbus, befindet sich der Hufeisenknorpel. Zwischen Äquatorial- und Irisknorpel erstreckt sich der Ciliarmuskel (*m.ci*), der auch zum Teil zum Corpus ciliare (*Co. ci*) zieht. Das Corpus ciliare ist mit der mächtigen Linse fest verbunden. Nach innen zu von der Sclera ist die Retina (*re*) gelegen.

I. Vergleichend-anatomische Darstellung.

A. Äußere Augenmuskeln.

Da die Augenmuskeln bisher in nur unzureichendem Maße untersucht worden waren, stellte mir Herr Prof. Dr. Chun die Aufgabe, diese Muskeln vergleichend-anatomisch darzustellen. Was die wenigen Literaturangaben über diesen Gegenstand anlangt, so kann ich folgende Arbeiten anführen. Lenhossék (1894) leugnet ein Vorhandensein der Augenmuskeln. Er spricht »von einem Fehlen eines Accommodationsmuskels und dem Mangel äußerer Augenmuskeln«. Ihm dürften die Arbeiten Krohns und Hensens nicht bekannt gewesen sein. Krohn hat bereits 1835 eine ganz leidliche Darstellung der Augenmuskeln von Sepia officinalis, aber leider ohne Abbildungen gegeben. Er macht darüber folgende Angaben: »Nach Hinwegnahme der gemeinschaftlichen Überzugsmembran kommen die meisten der Muskeln zum Vorschein; andre liegen tiefer, einige nämlich unter den oberflächlichsten und einer am Bulbus selbst. Die deutlichsten und stärksten verlaufen an der unteren Hälfte des Augapfels, alle aber entspringen vom Rande der Orbitalschalen. Der unteren gibt es zwei: 1. einen unter der Knorpelplatte liegenden, langen, geraden, sehr fleischigen und sich zuletzt an die Mitte des Bulbus festsetzenden;

2. einen entfernter von ersterem gelegenen, gleichfalls starken und lang gestreckten, der in gleicher Linie endet. Unter den oberen Muskeln sieht man einen kurzen und schmalen, aber tiefer gelegenen, sehr ansehnlichen Muskel. Der merkwürdigste ist ein unmittelbar dem Bulbus anliegender Quermuskel, der lang und dünn mit schmälerem Ende von der Spitze der Knorpelplatte entspringt, hier den Endteil des unter ihr gelegenen Muskels bedeckt, sogleich unter dem weißen Körper am Bulbus, und zwar in der Richtung seines Querdurchmessers verläuft und endlich mit breitem, gezacktem Ende sich, seinem Ursprung entgegengesetzt, an ihn heftet.«

Hensen (1865) berichtet über die Muskulatur (Sepia) in seiner grundlegenden Arbeit über das Cephalopodenauge: »Nach innen von der Argentea externa entspringen an der Orbita noch Muskeln. Sie gehen an der Innenseite der Argentea externa hin, einige ganz oberflächlich, umhüllen den Bulbus und verlieren sich ganz allmählich, so daß in der Iris nur noch einzelne Fasern davon zu finden sind, die zur Retraktion der Argentea zu dienen scheinen. An der vorderen Seite deckt der Trochlearknorpel einen starken, sich direkt an den Bulbus setzenden Längsmuskel, neben dem noch andre Längsbündel an den Bulbus gehen.«

Beer (1897) erwähnt »kräftige Augenmuskeln, die den in seiner lockeren Kapsel gleitenden Bulbus ausgiebig bewegen, ihn auch zurückziehen können«.

Magnus (1902) erkennt zwar die Augenmuskeln der Octopoden an, doch »seien sie nicht zu getrennten Muskeln differenziert«, sondern bilden seiner Meinung nach »eine zusammenhängende Lage sich kreuzender Muskelbündel«. Ein Blick auf die Abbildungen (Fig. 24 *m.inf.*) dürfte genügen, um zu zeigen, daß wir es mit wohl differenzierten Muskeln zu tun haben.

Muskens (1904) erwähnt eine mündliche Angabe Jattas, nach der bei *Eledone* drei äußere Augenmuskeln (ich werde vier zu beschreiben haben) zu unterscheiden sind, ein oberer, ein unterer und ein lateraler. »Der obere ist der weitaus kräftigste. Dieser platte und breite Muskel inseriert sich oben und lateral. Der sich unten inserierende Muskel ist ebenfalls ziemlich stark; der laterale ist schwach.«

Ehe ich nun zur Beschreibung der Muskeln übergehe, muß ich noch einiges zum Zwecke der Benennung derselben vorausschicken. Nach der Lage ihres Ursprungs und nach ihrem Verlaufe werde ich sie zu benennen haben. Da fast sämtliche Muskeln am Orbitalknorpel ihren Ursprung nehmen, ist es wichtig, sich ganz klar über die Aus-

breitung des Knorpels zu sein. Er umschließt, wie erwähnt, von hinten und teilweise dorsal und ventral den Augenbulbus, während an dem vorderen Knorpelrand, der nahe der Medianlinie, also in großer Entfernung vom Äquatorialknorpel, gelegen ist, bei den Decapoden die langen, schmalen Knorpelstiele entspringen und nach vorn treten. Man hat am Auge nach der physiologischen Orientierung vier Flächen zu unterscheiden:

1. die nach der hinteren Körperregion gelegene Fläche: die hintere Fläche.

Da der Orbitalknorpel bei den Decapoden fast den ganzen hinteren Umfang des Auges umschließt, und die Augen lateral gelegen sind, nehmen die am hinteren Orbitalknorpelrand entspringenden Muskeln auch eine laterale Lage im Verhältnis zum Körper des Tieres ein (Fig. 1, 2). Ich nenne sie nach ihrem Ursprung M. posteriores.

2. die untere oder ventral gelegene Fläche (Fig. 3—5). Die Muskeln, die am unteren Orbitalknorpelrand entspringen, sind als M. inferiores zu bezeichnen.

3. die obere oder dorsal gelegene Fläche mit den M. superiores (Fig. 6, 7).

4. die nach der vorderen Körperregion gelegene Fläche (Fig. 10 bis 19).

Da der vordere Orbitalknorpel, wie oben beschrieben, bei den Decapoden nur bis an die Medianlinie geht, also nicht um die vordere Fläche des Bulbus herumgreift, bedecken auch die am vorderen Orbitalknorpelrand entspringenden Muskeln zum Teil die median gelegene Fläche. Ich nenne sie M. anteriores.

1. Topographie der Muskeln.

a) Decapoden (Fig. 1—19).

Oegopsiden und Decapoden sind zusammen zu behandeln, da ihre Augenmuskeln nahezu ganz übereinstimmen. Einzelne Abweichungen werden zu erörtern sein. Die Tiefseeformen der Oegopsiden, *Chiroteuthis* und *Abraliopsis*, haben dieselben Muskeln aufzuweisen, nur mit dem Unterschied, daß sie zarter entwickelt sind. Für die Bearbeitung der Muskeln standen mir zur Verfügung von den Oegopsiden: *Illex*, *Todarodes*, *Chiroteuthis*, *Abraliopsis*; von den Myopsiden: *Sepia*, *Loligo marmorae*, *Loligo media*, *Rossia*.

Die Decapoden haben einen komplizierten Muskelapparat aufzuweisen. Wenn man die für eine Augenbewegung weniger in Frage kommenden Muskeln hinzunimmt, so hat man im ganzen 14 zu unter-

scheiden. Fast alle Muskeln sind platt gestaltet, viele von ihnen breiten sich fächerförmig aus. Ihre Ansatzstelle haben sie meist am distalen Äquatorialknorpelrand. Ausnahmen werden besonders zu erwähnen sein.

Laterale, hintere Fläche.

Zwei M. posteriores.

M. post. I (Fig. 1, 2).

Es ist ein langer, schmaler Muskel. Er entspringt am hinteren, etwas ventral gelegenen Orbitalknorpelrand und nimmt einen schrägen Verlauf dorsalwärts.

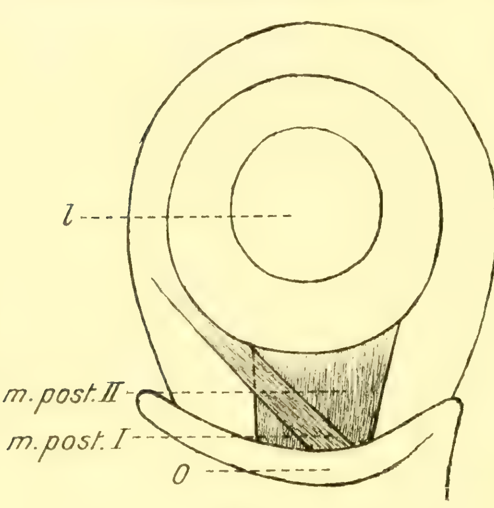


Fig. 1.
Laterale, hintere Ansicht von *Todarodes* (nat. Größe). Fig. 1 bis 26 Vergr. meist 2. Alle Ansichten sind vom rechten Auge, mit Ausnahme der Ventralansichten.

Bei den Oegopsiden (Fig. 1) ist er mit Ausnahme der Tiefseeformen ziemlich kräftig entwickelt, während er bei den Myopsiden (*Loligo*, *Sepia*) äußerst zarter Natur ist. *Rossia* (Fig. 2) zeigt eine relativ breite, kräftigere Entwicklung.

M. post. II (Fig. 1, 2).

Ein breiter Muskel, nimmt seinen Ursprung am hinteren Orbitalknorpelrand und zieht fast in ganzer Breite gerade aus. Er zeigt bei Oegopsiden wieder mit Ausnahme der Tiefseeformen eine kräftige Entwicklung (Fig. 1). Die Myopsiden sind ausgezeichnet durch sehr breite, aber zarte Ausbildung dieses Muskels, indem er fast den ganzen lateral gelegenen

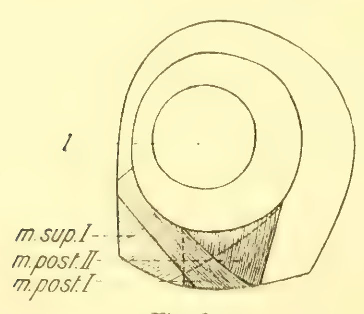


Fig. 2.
Laterale, hintere Ansicht von *Rossia*.

Umfang des Bulbus bedeckt. *Rossia* hat wieder eine kräftigere, nicht so breite Entwicklung aufzuweisen (Fig. 2).

Ventralfläche.

Zwei M. inferiores.

M. inf. I (Fig. 3—5).

Es ist der bei weitem kräftigste und leistungsfähigste Muskel. Da seine meist breite Wurzel nicht am Rande des unteren, hinteren Orbitalknorpels, sondern mehr in der Tiefe gelegen ist, muß der Knorpel erst abpräpariert werden, um den Ursprung frei zu legen. Der Muskel nimmt einen etwas schrägen, bei vielen Arten fast queren Verlauf nach der vorderen Fläche zu und setzt sich

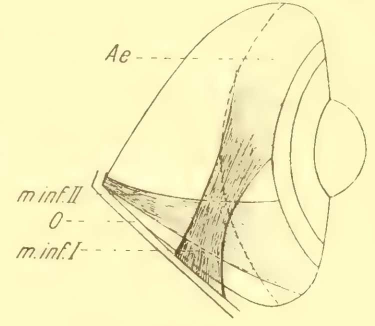


Fig. 4.
Ventralansicht von *Sepia*.

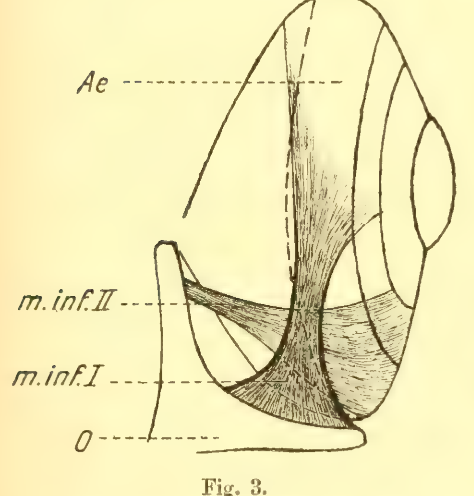


Fig. 3.
Ventralansicht von *Todarodes* (nat. Gr.).

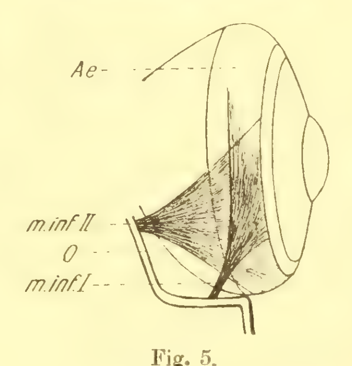


Fig. 5.
Ventralansicht von *Chiroteuthis*.

schräg am Äquatorialknorpel mit fächerförmiger Ausbreitung seiner Fasern an. Die Oegopsiden (Fig. 3) zeichnen sich durch sehr breite Wurzeln aus. Im weiteren Verlauf verjüngt sich der Muskel, um dann mit schönem, breitem Fächer am Äquatorialknorpel anzusetzen. Ausnahme macht *Chiroteuthis* (Fig. 5) insofern, als die Wurzel hier äußerst schmal, aber kräftig ist. Die Fasern strahlen in besonders prächtigem Fächer aus.

M. inf. II (Fig. 3—5).

Dieser Muskel ist kräftig und breit entwickelt. Er hat seinen schmalen Ursprung am unteren Orbitalknorpel und inseriert bei schräg nach hinten gerichtetem Verlauf mit fächerförmiger Ausbreitung am distalen Rand des Äquatorialknorpels. Die kolossal breite Entwicklung dieses Muskels ist bei *Chiroteuthis* (Fig. 5) am sinnfälligsten. Die Myopsiden (Fig. 4) unterscheiden sich in bezug auf den Ursprung von den Oegopsiden, er ist hier nahe an der Basis des Knorpelstieles, also ziemlich am vorderen Orbitalknorpelrand, gelegen.

Dorsalfläche.

Drei M. superiores.

M. sup. I (Fig. 6, 7).

Die kräftige Wurzel dieses Muskels entspringt am oberen und hinteren Orbitalknorpelrand. Der Ansatz ist äußerst zart ausgebildet. Bei den Oegopsiden (Fig. 6) kann man von zwei wohl getrennten Muskeln sprechen, einem M. sup. rectus und

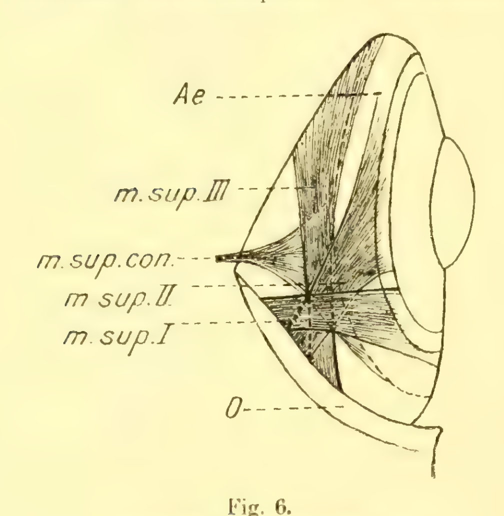


Fig. 6.
Dorsalansicht von *Todarodes* (nat. Gr.).

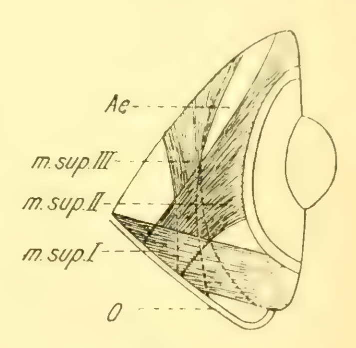


Fig. 7.
Dorsalansicht von *Loligo*.

einem M. sup. obliquus. Der M. sup. rectus zieht geradeaus — ist also am oberen Umfang des Bulbus gelegen, der M. sup. obl., in einzelne langgestreckte Bündel aufgelöst, nimmt einen schräg nach hinten gerichteten Verlauf, indem er unter dem M. post. II hinwegzieht. Er ist in der Abbildung nicht zur Darstellung gebracht worden. Beide Muskeln sind bei den Myopsiden (Fig. 2, 7) zu einer Einheit verschmolzen. Der gemeinsame Muskel verläuft hier schräg nach hinten unter dem M. post. II hinweg. Verschmelzungen von Muskeln gelten, wie Brock (1880) erwähnt, als höhere Differenzierungen. Die Annahme Brocks (1880) und Chuns (1910), daß die Oegopsiden die

phylogenetisch älteren und primitiven Vertreter der Decapoden seien, würde damit bestätigt werden.

M. sup. II (Fig. 6, 7).

Es ist ein kräftiger Muskel, der seine Fasern fächerförmig ausstrahlen läßt. Sein Ursprung am oberen Orbitalknorpelrand ist bedeckt von der Wurzel des M. sup. I. Er nimmt einen schräg nach vorn gerichteten Verlauf. Dieser Muskel ist bei den Oegopsiden (Fig. 6) etwas schmal, aber kräftig entwickelt, bei den Myopsiden (Fig. 7) nimmt er eine auffallend breite Gestalt an. Er ist hier doppelt so breit wie bei den Oegopsiden, dafür aber nicht ganz so kräftig. Bei *Rossia* sind Ursprung und Ansatz von gleicher Breite.

M. sup. III (Fig. 6, 7).

Er ist der kräftigste von den drei M. superiores, aber auch am schmalsten. Er ist um die Häfte schmäler als der M. sup. II, mit dem er sich kreuzt. Sein Ursprung befindet sich am oberen Orbitalknorpelrand. Der Muskel zieht parallel dem proximalen Rand des Äquatorialknorpels nach der vorderen Fläche des Bulbus. Er nimmt also einen queren Verlauf und breitet seine Fasern fächerförmig aus. Besonders schön breit ist der Fächer bei *Chiroteuthis* ausgeprägt.

M. sup. coniunctus (Fig. 6, 8, 10, 11, 15, 17).

Die kräftigen Sehnen dieser sonst relativ schwachen Muskeln beider Augen gehen eine innige Vereinigung ein, wie Fig. 8 im Schema zeigen soll. Das beiden Muskeln gemeinsame Stück der Sehnen ist dorsal von der Durchtrittsstelle des Schlundkopfes (*D*) gelegen. Der Muskel nimmt bei fächerförmiger Ausbreitung seiner Fasern, zum Teil unter dem weißen Körper hinwegziehend, einen ziemlich geraden Verlauf und hat einen zarten, nahe am proximalen Äquatorialknorpelrand gelegenen Ansatz. Dieser Muskel ist für alle Oegopsiden, auch die Tiefseeformen (Fig. 11), bezeichnend, den Myopsiden fehlt er. Bei *Rossia* ausschließlich (Fig. 18, der unbenannte Muskel) konnte ich einen Muskel feststellen, der an der Basis des Knorpelstieles entspringt und schräg dorsalwärts verläuft. Er dürfte diesem M. sup. con. entsprechen, ist allerdings hier nicht mit der Gegenseite zusammenhängend.

Mediane, vordere Fläche.

M. anteriores.

Zunächst fallen zwei ziemlich schwach entwickelte Muskeln auf,

die mit denen der Gegenseite eine Vereinigung eingehen (Fig. 8, 9, schematisch dargestellt).

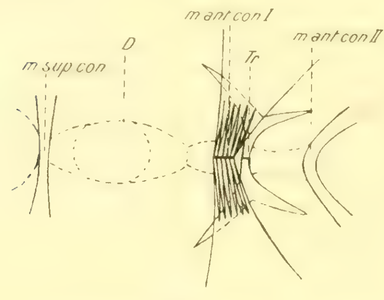


Fig. 8.
Die Vereinigungsstellen der M. coniuncti von *Illex* im Schema (von oben gesehen). Vergr. 5.

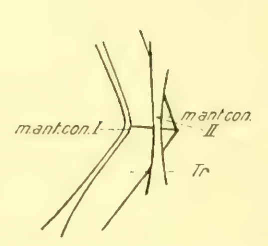


Fig. 9.
Die Vereinigungsstellen der M. coniuncti von *Loligo* im Schema. Vergr. 5.

M. ant. coniuncti.

Sie sind bei Oegopsiden (Fig. 10, 11) und Myopsiden (Fig. 12,

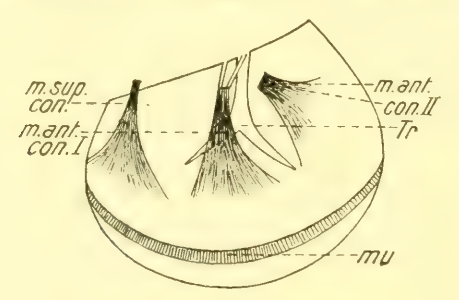


Fig. 10.
Innere Vorderansicht von *Illex*: M. coniuncti.

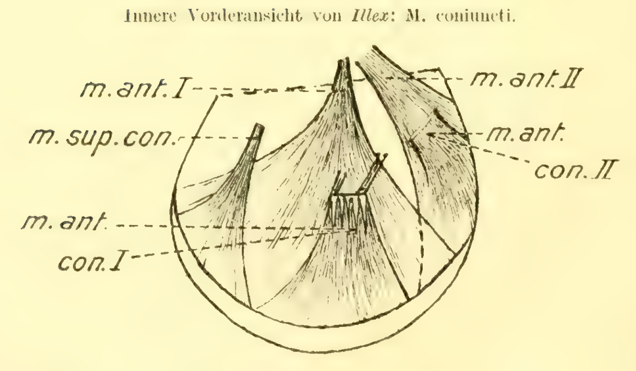


Fig. 11.
Innere Vorderansicht von *Abraliopsis*: M. coniuncti. Vergr. 4.

13, 14) ausgebildet, doch will ich sie getrennt behandeln, da sie von verschiedener Gestalt sind.

Oegopsiden:

M. ant. con. I (Fig. 10, 11).

Die kurzen, in einzelne, deutlich getrennte Züge aufgelöste Muskeln treffen auf einer von zwei Knorpelstücken gebildeten Platte zusammen, die am vorderen, medianen Orbitalknorpelrand zwischen beiden Knorpelstielbasen gelegen ist. Die kurzen, schwachen Muskeln nehmen einen geraden, fächerförmigen Verlauf, parallel den Knorpelstielen.

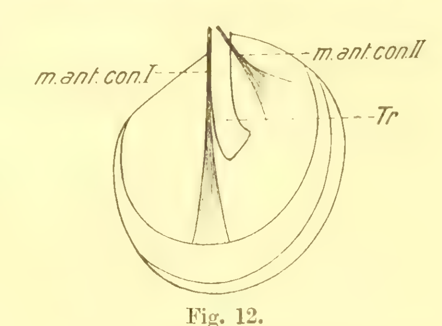


Fig. 12.
Innere Vorderansicht von *Rossia*: M. coniuncti.

M. ant. con. II (Fig. 10, 11).

Die Vereinigungsstelle beider Muskeln ist breit entwickelt. Diese kurzen Muskeln nehmen einen schräg ventralwärts gerichteten Verlauf.

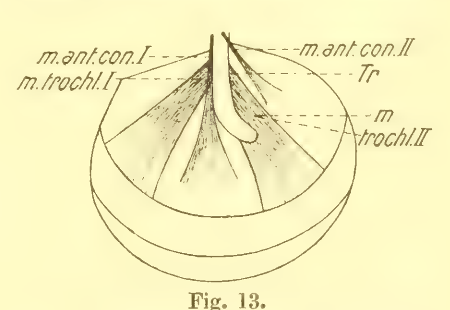


Fig. 13.
Innere Vorderansicht von *Loligo*: M. coniuncti.

Myopsiden:

Die entsprechenden Muskeln, deren Sehnen eine Vereinigung miteinander eingehen, sind von andrer Gestalt. Die Vereinigungsstellen bringt Fig. 9 zur Darstellung. Lange, schmale Sehnen sind für diese Muskeln der Myopsiden bezeichnend.

M. ant. con. I (Fig. 12—14).

Auffallend ist die äußerst lange, dünne Sehne. Der Muskel verläuft parallel dem Knorpelstiel und inseriert mit fächerförmiger Ausbreitung etwas unterhalb des proximalen Äquatorialknorpelrandes.

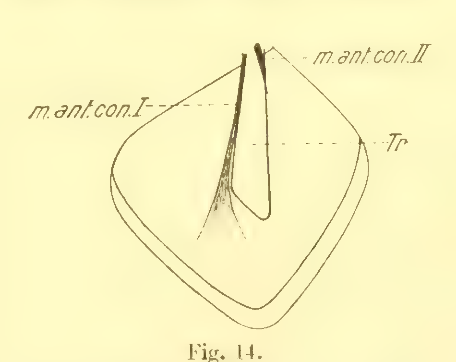


Fig. 14.
Innere Vorderansicht von *Sepia*: M. coniuncti.

M. ant. con. II (Fig. 12–14).

Bezeichnend ist wieder die über die Knorpelstielbasis hinwegziehende, schmale Sehne. Der Verlauf des Muskels entspricht genau dem der Oegopsiden. Bei *Rossia* (Fig. 12) am besten ausgebildet,

bei *Loligo* (Fig. 13) schon weniger gut, ist dieser Muskel bei *Sepia* (Fig. 11) fast rückgebildet. Mit der Reduktion des Muskels geht eine Verbreiterung des Orbitalknorpels Hand in Hand. Also dürfte diese Tatsache einen Fortschritt in der Entwicklung bedeuten. Man könnte daraus den Schluß ziehen, daß *Sepia* die höchste, *Rossia* die niedrigste Stufe der Organisation einnimmt, während *Loligo* in der Mitte stehen dürfte.

Unter diesen M. anteriores coniuncti liegen zum Teil wenigstens die Trochlearknorpelmuskeln, die am Trochlearknorpel entspringen. Es sind meist zwei vorhanden, die allerdings nicht so scharf begrenzt sind, wie die Fig. 13, 15, 16 zeigen.

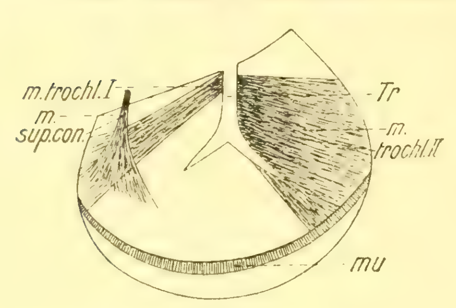


Fig. 15.
Innere Vorderansicht von *Illex*: Trochlearknorpelmuskeln.

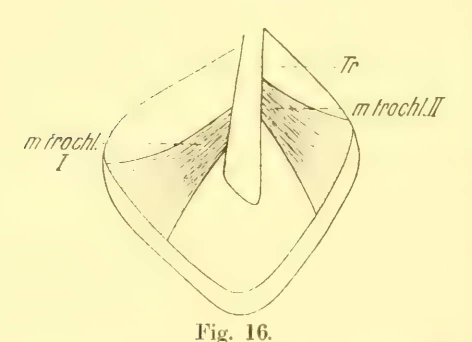


Fig. 16.
Innere Vorderansicht von *Sepia*: Trochlearknorpelmuskeln.

M. trochl. I (Fig. 13, 15, 16).

Mit kräftiger Wurzel entspringt er lateral am Knorpelstiel, bei den Oegopsiden (Fig. 15) mehr an der Basis, bei den Myopsiden (Fig. 13, 16) in der Mitte desselben. Er nimmt einen schräg dorsalwärts gerichteten Verlauf bei fächerförmiger Ausbreitung seiner Fasern. Bei den Oegopsiden (Fig. 15) wird der Ansatz zum Teil von dem des M. sup. con. bedeckt.

M. trochl. II (Fig. 13, 15, 16).

Er hat seinen kräftig entwickelten Ursprung lateral am Knorpelstiel, bei den Oegopsiden (Fig. 15) fast vom ganzen seitlichen Knorpelstiel, bei den Myopsiden (Fig. 13, 16) nur von der Mitte an ausgehend. Bei seinem schräg ventralwärts gerichteten Verlauf läßt er seine Fasern fächerförmig auseinanderstrahlen. In Ermangelung eines Knorpelstiels fehlen den Tiefseeformen *Chiroteuthis* und *Abraliopsis* die Trochlearknorpelmuskeln.

Die letztgenannten Muskeln bedecken zum Teil die beiden M. anteriores, deren Ansätze mit denen der M. ant. con. innig verschmel-

zen. Es sind beide kräftige Muskeln mit fächerförmiger Ausbreitung ihrer Fasern.

M. ant. I (Fig. 11, 17—19).

Ausgezeichnet ist er durch eine fleischige Wurzel. Sein Ursprung liegt ein wenig unterhalb der Basis des Knorpelstieles am vorderen, medianen Orbitalknorpel. Er nimmt einen geraden, fächerförmigen Verlauf unmittelbar unter dem Knorpelstiel entlang. In bezug auf seinen Ansatz geht er eine innige Verschmelzung mit dem des M. ant. con. I ein (Fig. 11). *Abraliopsis* (Fig. 11) zeigt eine breite Entwicklung des Fächers bei schwächerer Ausbildung der Wurzel. Mächtig entwickelt ist der M. ant. I bei den Myopsiden (Fig. 17, 19), mit Ausnahme von *Rossia* (Fig. 18), wo er außerdem parallel dem Knorpelstiel zieht. Bei *Sepia* (Fig. 19) ist er für den Durchtritt eines an der Spitze des Knorpelstieles entspringenden Muskels gespalten.

M. ant. II (Fig. 11, 17–19).

Der kräftige Ursprung ist unter dem des M. ant. I am vorderen, medianen Orbitalknorpel gelegen. Der Muskel zieht schräg ventralwärts. Seine fächerförmig ausstrahlenden Fasern sind mit denen des M. ant. con. II verschmolzen (Fig. 11). Dieser Muskel ist bei allen von mir untersuchten Arten gefunden worden. Eine merkwürdige Ausnahme macht *Sepia* (Fig. 19). Hier tritt offenbar der schon von KROHN beschriebene schmale Muskel ein.

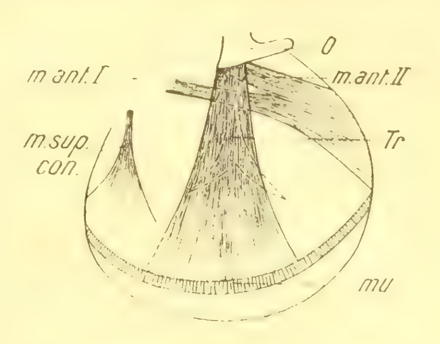


Fig. 17.
Innere Vorderansicht von *Illex*: M. anteriores.

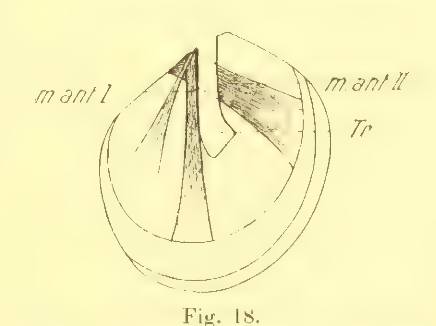


Fig. 18.
Innere Vorderansicht von *Rossia*: M. anteriores.

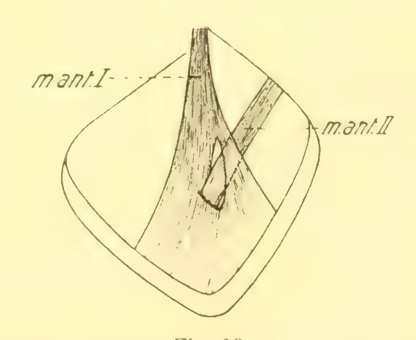


Fig. 19.
Innere Vorderansicht von *Sepia*: M. anteriores.

Er entspringt unmittelbar unter der Spitze des Knorpelstiels, spaltet den M. ant. I, zieht unter diesem hinweg und nimmt bei immer gleichbleibender Breite einen dem proximalen Rand des Äquatorialknorpels parallel gerichteten Verlauf ventralwärts, um am Bulbus zu inserieren.

b) Octopoden.

1. *Argonauta argo* (Fig. 20—23).

Argonauta ist als primitivste Organisationsstufe der Octopoden in bezug auf die Muskulatur, wie Brock (1880) auch für die Muskeln des Körpers fand, speziell zu behandeln. Die übrigen Octopoden

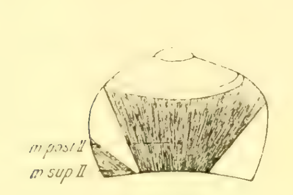


Fig. 20.
Hintere Ansicht von *Argonauta.*

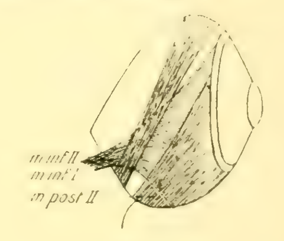


Fig. 21.
Ventralansicht von *Argonauta.*

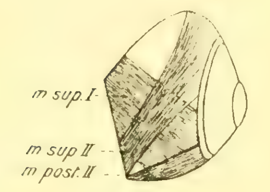


Fig. 22.
Dorsalansicht von *Argonauta.*

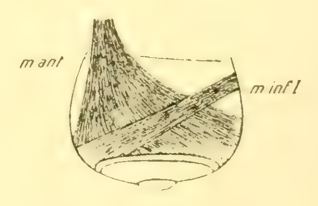


Fig. 23.
Vorderansicht von *Argonauta.*

zeigen als höhere Differenzierungen Verschmelzungen von Muskeln zu einer Einheit, z. B. bei *Argonauta* (Fig. 22) sind zwei M. superiores vorhanden, die bei den übrigen Octopoden einen großen, schalenartigen Muskel ausmachen (Fig. 26). Die Anordnung der meist kräftig entwickelten Augenmuskeln von *Argonauta* zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit der der Decapoden. Die etwas vorstehenden Augen sind als einzige Ausnahme der Octopoden lateral gelegen wie die der Decapoden.

Der M. post. II (Fig. 20—22) ist besonders kräftig und breit entwickelt; er läßt seine Fasern dorsal- und ventralwärts ausstrahlen. Der schmale, schräg über den M. post. II hinwegziehende Muskel der Decapoden wurde vermißt. Eine kräftige Ausbildung zeigt der M.

inf. I (Fig. 21, 23). Er ist auch von beträchtlicher Länge, seine Fasern ziehen in schrägem Verlauf bis zur vorderen Fläche des Bulbus. Mit sehr kräftiger Wurzel entspringt der M. inf. II (Fig. 21) am unteren Orbitalknorpel. Er nimmt einen geraden und schräg nach hinten gerichteten Verlauf in Form eines Fächers. Relativ kräftig ist auch der M. sup. II (Fig. 22), ähnlich dem der Myopsiden. Merkwürdigerweise liegt der dem M. sup. I der Decapoden entsprechende Muskel unter dem M. sup. II (Fig. 22). Dieser ist von zarter Natur, entspringt am ganzen oberen Orbitalknorpelrand und zieht schräg nach hinten unter dem M. post. II hinweg. Ein M. sup. III ist nicht ausgebildet. Was die M. anteriores betrifft, so ist bei *Argonauta* (Fig. 23) nur ein mächtiger Muskel vorhanden, der die beiden M. anteriores der Decapoden ersetzen dürfte. Seinem Verlauf nach entspricht er offenbar diesen beiden Muskeln. Äußerst kräftig entwickelt, läßt er seine Fasern vor allem ventralwärts ausstrahlen. Der Orbitalknorpel ist allseitig, auch an der vorderen Fläche ausgebildet. Die M. ant. con. der Decapoden fehlen, ebenso in Ermangelung eines Knorpelstieles die Trochlearknorpelmuskeln.

2. Die übrigen Octopoden (Fig. 24—26).

Die Augen der übrigen Octopoden (*Octopus*, *Eledone*) nehmen eine andre Lage im Kopfe ein als die der Decapoden und Argonauta. Bei allen Decapoden, sowie *Argonauta* stehen sie gerade an den Seiten des Kopfes und erscheinen von der dorsalen und ventralen Seite rein im Profil; bei den Octopoden (Fig. 26) sind sie mehr nach der dorsalen Seite hingewandt und nehmen daher eine etwas schräge Stellung ein. Damit hängt es zusammen, daß die Ursprungsstellen und der Verlauf der den Decapoden entsprechenden Muskeln der Octopoden in eine andre Lage im Vergleich zum Körper des Tieres gekommen sind.

Die am hinteren Orbitalknorpel entspringenden Muskeln der Decapoden rücken mitsamt der Ursprungsstelle etwas nach oben. Die an der unteren Orbita gelegenen Muskelursprünge befinden sich bei den Octopoden mehr am hinteren Orbitalknorpel. Die M. anteriores der Decapoden kommen nach unten zu liegen, und die M. superiores sind ein wenig nach dem vorderen Orbitalknorpel verlagert. Allen Octopoden fehlt der Knorpelstiel, dafür ist der Orbitalknorpel auch an der vorderen Fläche des Auges ausgebildet, wie es auch bei *Argonauta* der Fall ist. Die Octopodenaugen zeigen eine starke Reduktion der Zahl der Muskeln. Es sind, wenn man von zwei schwachen, kaum differenzierten Muskeln absieht, nur vier kräftige Muskeln zu unterscheiden, die denen der Decapoden identisch erklärt werden können,

aber infolge der erwähnten Verschiebung des Auges eine andre Lage einnehmen. *Octopus* und *Eledone* stimmen ganz und gar überein.

Der M. post. II (Fig. 24, 26) ist mehr dorsal gelegen. Er nimmt seinen Ursprung am hinteren und oberen Orbitalknorpel, zieht in seiner vollen Breite schräg dorsalwärts und inseriert am distalen Rand des Äquatorialknorpels. Dem M. inf. I der Decapoden entspricht der bei weitem schmalste Muskel der Octopoden, der aber kräftig entwickelt ist (Fig. 24, 25). Er entspringt nahe am hinteren Orbitalknorpelrand und setzt bei etwas schrägem Verlauf ventralwärts am distalen Rand des Äquatorialknorpels an. Die M. superiores der Decapoden oder die beiden M. superiores von *Argonauta* vertritt ein umfangreicher, kräftiger Muskel (Fig. 26), den man als Schalenmuskel bezeichnen könnte. Präpariert man den breiten M. post. ab, so kommt dieser Schalenmuskel in voller Größe zum Vorschein. Er umfaßt die ganze obere Fläche des Bulbus schalenartig. Am ganzen vorderen Orbitalknorpelrand nimmt er seinen Ursprung und heftet sich am Äquatorialknorpel an. Er kann infolge seiner breiten Ausdehnung nicht als solcher zur Darstellung gebracht werden. Dem M. anterior I der Decapoden dürfte der kräftigste und leistungsfähigste Muskel der Octopoden (Fig. 25) identisch zu erklären sein. Er könnte besser M. inferior genannt werden, da er am unteren Rande des Orbitalknorpels mit kräftiger Wurzel entspringt. Er läßt seine Fasern vor allem nach der vorderen Fläche des Bulbus fächerförmig bei sonst ziemlich geradem Verlauf ausstrahlen. Es sind noch die zwei äußerst schwachen, wenig differenzierten Muskeln zu erwähnen, deren Grenzen in den Abbildungen nur

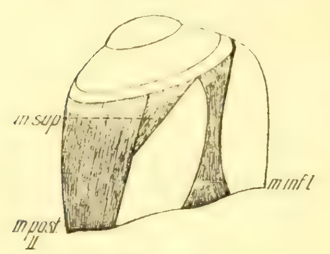


Fig. 24.
Hintere Ansicht von *Octopus*.

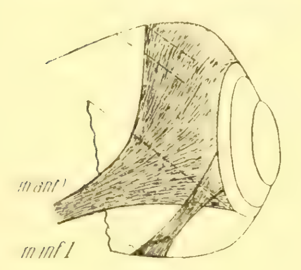


Fig. 25.
Ventralansicht von *Octopus*.

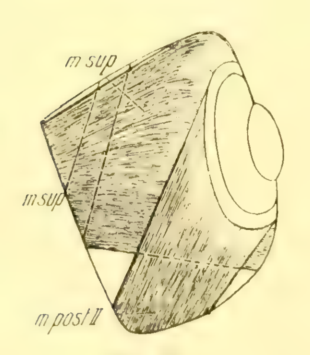


Fig. 26.
Dorsalansicht von *Octopus*.

gestrichelt angedeutet sind. Der eine, sehr dünn und breit (Fig. 25), entspringt am unteren Orbitalknorpel über dem erwähnten Muskel. Seine Fasern nehmen einen schräg nach hinten gerichteten Verlauf, indem sie die ganze hintere Fläche des Bulbus überziehen, um am Äquatorialknorpel zu inserieren. Er dürfte dem M. inf. II der Decapoden zu vergleichen sein. Der andre (Fig. 26, 25) ist ein sehr langer, aber schmaler Muskel, der sich aus einzelnen, deutlich voneinander getrennten Muskelbündeln zusammensetzt. Am oberen Orbitalknorpelrand, unter dem M. superior entspringend (Fig. 26), ziehen die einzelnen Bündel nach der vorderen Fläche des Bulbus.

2. Funktionelle Bedeutung der Augenmuskeln.

Bereits HENSEN (1865) gibt über die Augenbewegung einige Bemerkungen. Infolge der Lagerung des Bulbus zum Ganglion sei eine ausgiebige Bewegung nicht gut denkbar. Der eine am Äquatorialring ansetzende Hauptbewegungsmuskel (M. ant. I) des Auges von *Sepia* drehe bei seiner Kontraktion die Sehachse mehr nach vorn. Eine Drehung des Gesamtauges sei ausgeschlossen, da die Knorpelhaut am vorderen Umfang des Bulbus zu wenig resistent sei und sich in Falten lege. So könne nur die Linse mit dem Äquatorialring nach dem Vorderende des Tieres gerichtet werden.

BEER (1897) widerlegt HENSEN in verschiedenen Punkten und beweist auf Grund seiner Versuche an lebenden Objekten, daß eine ausgiebige Bewegung, sogar ein Zurückziehen des Bulbus bei den meisten Cephalopoden möglich sei. Er berichtet darüber folgendes: »Nach meinen eigenen Beobachtungen ist die Beweglichkeit der Augen bei den verschiedenen Arten der Cephalopoden sehr verschieden. Bei manchen Arten — bei vielen Ommatostrephiden z. B. — sind die Augen in die knorplige Orbita so eng eingepaßt, die Muskeln so wenig entwickelt, daß von einer nennenswerten Beweglichkeit des Auges keine Rede sein kann. Es wäre aber ungerechtfertigt, den Cephalopoden überhaupt die Beweglichkeit des Auges abzusprechen. Sie ist bei den Sepiarien schon eine bessere, und bei vielen Octopodiden sind die Augen sogar äußerst beweglich, wovon man sich bei Beobachtung des lebenden Tieres und durch Reizversuche am frischen Präparat überzeugen kann. Bei Reizung der Augenmuskeln dreht sich das Auge ganz ähnlich wie ein Wirbeltierauge bei Reizung seiner Muskeln je nach der entsprechenden Richtung. Von einer horizontalen Verschiebung der Linse gegen die Netzhaut, von einer Faltung der Knorpelhaut, der Retina, habe ich nichts wahrgenommen.« BEER bringt eine Abbildung, die

lehren soll, daß das Ganglion opticum kein Hindernis für ausgiebige Bewegungen des Bulbus abgibt. Seiner Behauptung, daß »die Muskeln der Ommatostrephiden wenig entwickelt seien«, kann ich nicht beistimmen. Die Oegopsiden *Illex*, *Todarodes* und *Ommatostrephes* zeigen eine gleichkräftige Entwicklung der Muskulatur wie die Myopsiden, z. B. *Sepia*; also dürfte dieser Faktor für eine geringe Bewegungsmöglichkeit der Augen der Ommatostrephiden (Oegopsiden) nicht so sehr in die Wagschale fallen. Jedenfalls steht nach seinen Ausführungen fest, daß die meisten Cephalopoden ihren Augenbulbus nach allen Seiten hin bewegen können. Die allseitige Bewegung konnte Magnus (1902) bei Octopoden feststellen, und Muskens (1904) berichtet von einer kompensatorischen Augenbewegung der Octopoden. Er schreibt: »Es stellte sich bald heraus, daß diese hochorganisierten Tiere ein System von kompensatorischen Augenbewegungen besitzen, wie vielleicht kein andrer Repräsentant sowohl der Vertebraten als der Invertebraten. Die Eigenart der kompensatorischen Augenbewegungen der Octopoden liegt vornehmlich darin, daß dieselben hauptsächlich, ja fast ausschließlich in der vertikalen, mit der Längsachse des Tieres zusammenfallenden Ebene zu Stande kommen«. Er stellte fest, daß das Tier eine kompensatorische Augenrotation bis 90° vollzieht.

Es ist also zweifellos, daß die Augen der meisten Cephalopoden ausgiebige Bewegungen auszuführen vermögen. Auf Grund des anatomischen Befundes der Muskeln ist es ersichtlich, daß eine derartige nach allen Richtungen gehende Bewegung möglich sei, wenn auch nicht alle von mir beschriebenen Muskeln Bewegungen des Bulbus vermitteln dürften. Zunächst bei den Decapoden wird der schwache M. post. I (Fig. 1, 2) von ganz geringem Einfluß sein. Dem M. ant. con. I und II (Fig. 10—14) und dem M. sup. con. (Fig. 6, 10, 11) ist infolge ihrer schwachen Ausbildung eine Bewegungsmöglichkeit des Bulbus kaum zuzuschreiben. Die M. anteriores con. der Oegopsiden (Fig. 10, 11) dienen scheinbar nur dem Zwecke, die vorn sehr nahe aneinander tretenden Augen zusammenzuhalten. Es sind gewissermaßen Verbindungsbrücken zwischen beiden Augen bei Ermangelung des Orbitalknorpels an dieser Stelle. Dagegen dürften die folgenden kräftigen Muskeln der Decapoden eine Bewegung des Bulbus vollziehen können: der M. post. II, die M. inf., die M. sup. und die beiden M. ant. Was die Leistungsfähigkeit der Muskeln bei den Octopoden anlangt, so kommen vor allem die vier kräftigen Muskeln in Frage, während die beiden andern schwach ausgebildeten eine Bewegung kaum vermitteln können.

B. Knorpelgebilde.

In Zusammenhang mit den Muskeln sind die beiden Knorpelgebilde, der Trochlearknorpel und der Hufeisenknorpel, zu behandeln. Beide sind nur für die Decapoden typisch; die Octopoden haben sie nicht aufzuweisen. Der an der vorderen, medianen Fläche des Auges gelegene Trochlearknorpel ist von verschiedener Gestalt. Charakteristisch für die Oegopsiden (*Illex*, *Todarodes*) ist eine kurze, schmale Form des Stiels mit einer dichotomen Verzweigung (Fig. 10). Bezeichnend für die Myopsiden (*Rossia* Fig. 12, *Loligo* Fig. 13, *Sepia* Fig. 14) ist eine lange, oft keulenförmige Ausbildung. Den Tiefseeformen *Chiroteuthis* und *Abraliopsis* fehlt dieser Trochlearknorpel.

Der Hufeisenknorpel konnte bei allen von mir untersuchten Formen der Decapoden festgestellt werden. Auch die Tiefseeformen besitzen ihn, allerdings in ganz schwacher Ausbildung. HENSEN (1865) beschreibt diesen Knorpel folgendermaßen: »Rings dem dickeren Abschnitt der Knorpelhaut angelehnt, finden wir nun noch bei *Sepia* und *Sepiola* einen besonderen Hilfsapparat, den Hufeisenknorpel. Es liegt dieser Knorpel rings in den Winkel eingekeilt, welcher an der Ansatzstelle des visceralen Kapselblattes hinter dem Bulbus sich bildet, nur vorn, wo der Trochlearknorpel liegt, fehlt er. In der Nähe desselben endet er mit zugeschärftem Rande. Er hat einen dreieckigen Querschnitt, die Basis dieses Dreieckes ist konkav und liegt dem Bulbus an, die Spitze ist ein wenig ausgezogen, so daß der ganze Knorpel hier eine Firste trägt, doch setzen sich keine Muskeln an ihn an. Ich bemerkte auch nirgends Apparate, die ihn innig an den Bulbus binden, sondern er liegt nur in einer von zierlichen, sternförmigen Zellen durchsetzten Gallerte.«

Entgegen der Behauptung HENSENs, daß sich am Knorpel keine Muskeln ansetzen, kann ich feststellen, daß sich bei allen Formen, die ich untersuchte, am Knorpel in seiner ganzen Länge zahlreiche, kurze Muskelbündel anheften. Sie entspringen am hinteren Orbitalknorpelrand unmittelbar unter dem Ursprung des M. post. II und inserieren an der von HENSEN beschriebenen Firste des Knorpels. Die mikroskopische Untersuchung läßt die muskulöse Struktur dieser kurzen Bündel deutlich erkennen. Außerdem nehmen an beiden Enden des Knorpels Muskelfasern ihren Ursprung, die sich am Bulbus ansetzen. Es ist somit eine Bindung des Knorpels an den Bulbus geschaffen.

II. Anatomische und histologische Untersuchungen, vornehmlich bei Chiroteuthis imperator.

Es gelangten fünf Exemplare von *Chiroteuthis imperator* zur Untersuchung. Eins von ihnen wurde auf der deutschen Tiefsee-Expedition erbeutet, die andern stammen aus der Sammlung Doflein und wurden in der japanischen Sagamibai gefangen. Für die Überlassung dieses so wertvollen Materials bin ich Herrn Geheimrat Chun zu ganz besonderem Danke verpflichtet. Von andern Arten wurden herangezogen: *Abraliopsis*, *Illex*, *Ommatostrephes*, *Sepia*, *Loligo*, *Rossia*.

Chun (1910) machte über das Auge von *Chiroteuthis* vor allem, was die äußere Form angeht, folgende Angaben: »Die in der Mitte des Kopfabschnittes liegenden Augen quellen nicht vor und bedingen dadurch die walzenförmige Gestalt der gesamten Partie. Sie besitzen in der Aufsicht eine annähernd kreisrunde Kontur und sind in der Richtung der Hauptachse abgeplattet. Der Querdurchmesser beträgt bei dem von der Expedition erbeuteten Exemplare 23 mm, während die Hauptachse etwa 15 mm mißt. Wie aus diesen Maßen hervorgeht, handelt es sich immerhin um ansehnliche Augen, welche in der Mediane des etwa 32 mm breiten Kopfes so stark genähert sind, daß sie nur eine schmale Brücke zwischen sich frei lassen. Der Bulbus ist von schwärzlich grauer Farbe, und die 6 mm breite Iris zeigt Metallglanz. Die Pupille weist einen Durchmesser von 9 mm auf und wird von der etwas vorquellenden Linse ausgefüllt. Das Sehganglion ist stumpf dreieckig und liegt der hinteren Innenfläche des Bulbus, ein wenig der Dorsalseite genähert, an. Es ist in der Richtung der Augenachse abgeplattet und besitzt eine größte Breitenausdehnung von 13 mm. Wie eine Guirlande umfaßt es der unregelmäßig gelappte und dem Bulbus sich innig anschmiegende weiße Körper.«

Meine Untersuchungen beginnen mit der *Argentea externa*, die nach Entfernung des parietalen Blattes der Kapsel in ganzer Ausdehnung zu Tage tritt.

1. Argentea externa.

Sie zeigt bei *Chiroteuthis* (Fig. 27) denselben Verlauf wie bei allen andern Decapoden. Ausgezeichnet ist sie durch die prächtigen Leuchtorgane (Fig. 27 *lu*), die Chun (1910) so trefflich beschreibt. »Bei *Chiroteuthis* sind eine große Zahl linsenförmiger Leuchtorgane ausgebildet, die sich auf der Ventralfläche des Auges in drei Reihen anordnen und

durch ihren intensiven Glanz wie eine Kette von Edelsteinen auf dem dunklen Grunde des Bulbus hervorblitzen.«

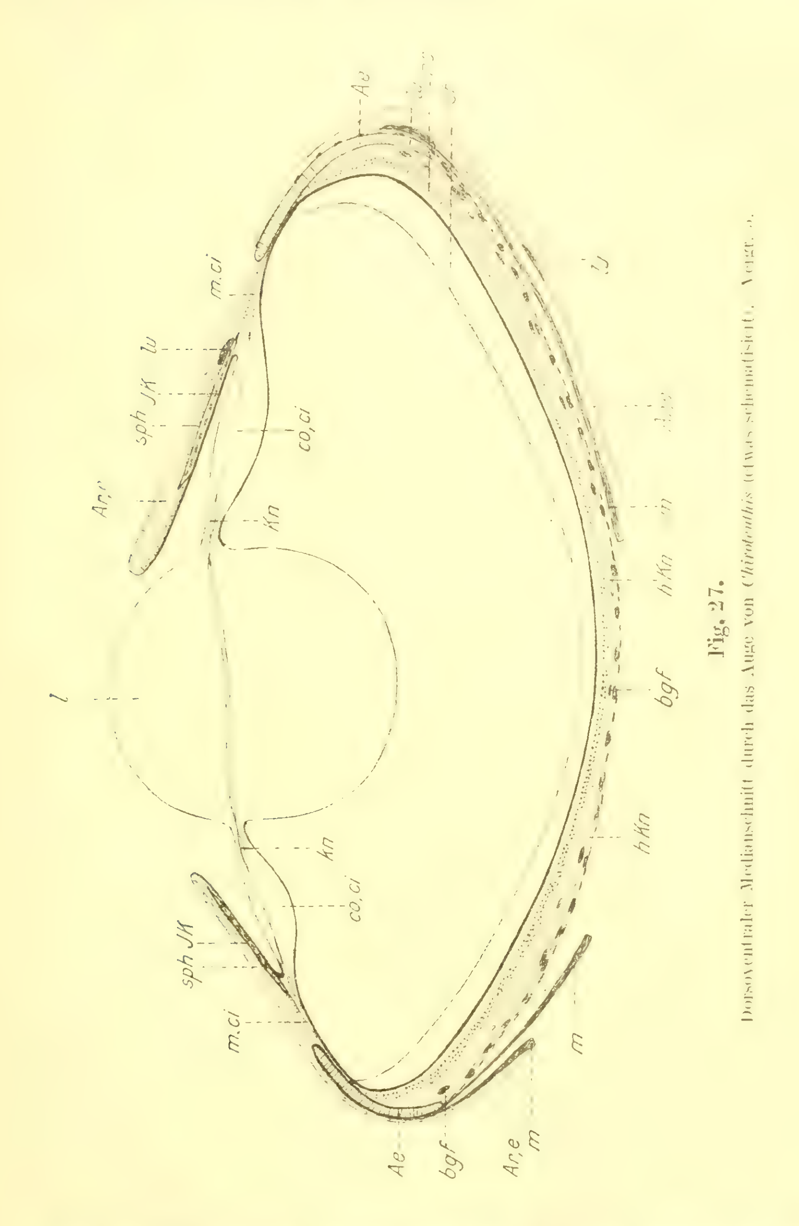


Fig. 27.
Dorsoventraler Medianschnitt durch das Auge von *Chiroteuthis* (etwas schematisiert). Vergr. 5.

Eine auffällig starke Entwicklung der Argentea externa in der Iris haben *Illex* (Fig. 28 *Ar, e*) und *Sepia* aufzuweisen.

2. Äußere Augenmuskeln.

Es sind die für Decapoden typischen Muskeln (Fig. 27 *m*), allerdings zum Teil sehr zart ausgebildet. In Ermangelung eines Knorpelstiels fehlen selbstverständlich die Trochlearknorpelmuskeln.

3. Argentea interna.

In ihrem ganzen Verlauf schmiegt sie sich bei *Chiroteuthis* eng an die Sclera als äußerst dünne Schichte an. Die Plättchen liegen nur ganz vereinzelt auf der dünnen Bindegewebelamelle. Nahe an der siebförmig durchlöcherten Stelle der hinteren Knorpelhaut ist sie kaum wahrnehmbar, während sie doch bei andern Arten (*Loligo*, *Illex*) gerade hier eine auffallende Stärke besitzt.

4. Sclera.

Nach HENSEN (1865) ist von einer Dreiteilung der Sclera zu sprechen, a) dem Irisknorpel, b) dem Äquatorialknorpel, c) der hinteren Knorpelhaut. Die genannte Teilung in drei Partien sei für *Sepia* und *Loligo* durchaus durch den histologischen Unterschied der Teile, aber auch durch die Funktion bedingt. Was den histologischen Unterschied betrifft, so kann ich bei *Chiroteuthis* (Fig. 27), wie bei allen andern Oegopsiden feststellen, daß Irisknorpel (*Jk*) und hintere Knorpelhaut (*h kn*) von gleicher Struktur sind.

a) Irisknorpel.

Nach HENSEN, der vor allem *Sepia* untersuchte, ist der Ring eine dünne, homogene, sehr biegsame Platte, in der sich nur hin und wieder Kerne zeigen. Bei *Chiroteuthis* (Fig. 29 *Jk*) und *Illex* (Fig. 28) finde ich dies nicht ganz bestätigt. Der Irisknorpel, in dem hier zahlreiche Knorpelkörper verstreut liegen, ist relativ dick entwickelt, bei manchen Exemplaren übertrifft er sogar den Äquatorialknorpel an Dicke. Auffallend dünne Entwicklung zeigt der Knorpel an der nach der hinteren Körperregion gelegenen Fläche des Augenbulbus. Bei *Chiroteuthis* (Fig. 27, 29) bedeckt er das Corpus ciliare in ganzer Länge, während der bei *Illex* (Fig. 28) kurz, aber besonders dick ausgebildete Knorpel ungefähr bis zur Mitte des Corpus ciliare sich erstreckt, um dann nach vorn in eine dünne, bindegewebige Lamelle auszulaufen. Was die an den Irisknorpel ansetzende Muskulatur betrifft, so kommen die bei HENSEN erwähnten Sphincteren vor allem in Betracht, die nach seiner Beschreibung bei *Sepia* auf der äußeren Fläche des

Knorpels liegen. Er unterscheidet zwei Gruppen, die einen an und auf dem inneren freien Rande, die andern stärkeren an dem hinteren

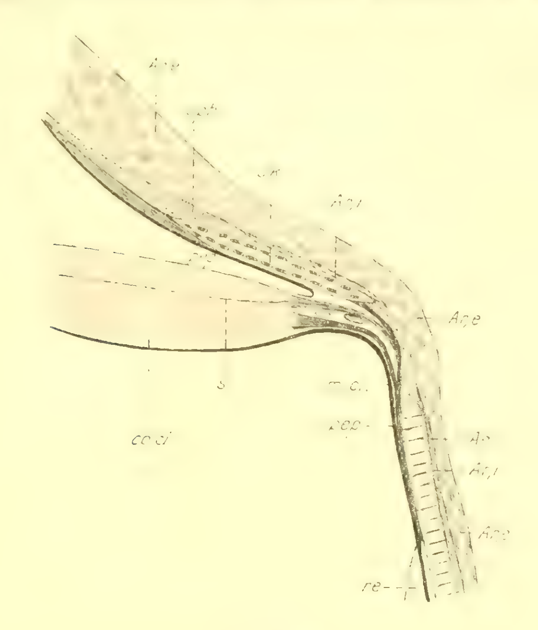


Fig. 28.

Schnitt durch das vordere Viertel des Auges von *Illex*. Vergr. 15.

Rande der Platte; auf der Mitte sei die Muskulatur sehr spärlich. Dagegen konnte ich bei *Chiroteuthis* (Fig. 27, 29) und *Illex* (Fig. 28)

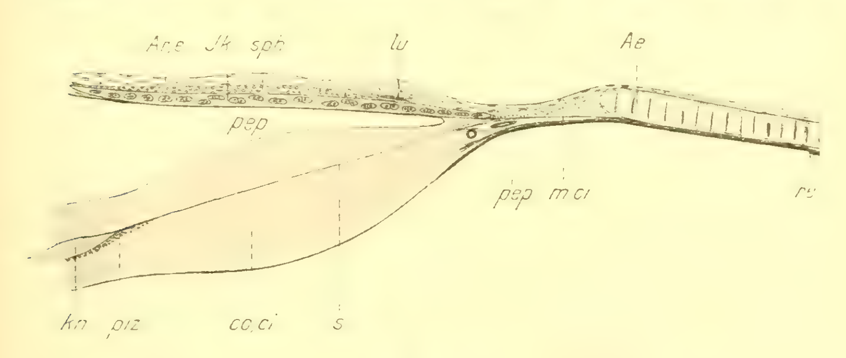


Fig. 29.

Schnitt durch das vordere Viertel des Auges von *Chiroteuthis*. Vergr. 15.

nur eine, dafür aber sehr kräftig ausgebildete Stelle des Sphincters feststellen, und zwar bei *Chiroteuthis* (Fig. 27, 29) gerade in der Mitte

des Knorpels, wo die Muskulatur bei *Sepia* nach HENSEN sehr spärlich ist. Bei *Illex* (Fig. 28) ist sie weiter nach vorn gelegen. Wie der Irisknorpel an der nach der hinteren Körperregion gelegenen Fläche des Augenbulbus eine schwache Entwicklung zeigt, so gilt dies in ganz besonderem Maße für den Sphincter an dieser Stelle des Bulbus. An der Vorderfläche des Augenbulbus sind sowohl Irisknorpel als Sphincter am kräftigsten ausgeprägt.

b) Äquatorialknorpel.

Er ist bei *Chiroteuthis* (Fig. 27) nicht überall von gleicher Länge. Der die Ventralfläche des Bulbus ausmachende Teil ist ungleich länger ausgebildet als der dorsal gelegene Teil. Auch die an sich geringe Dicke des Knorpels ist ganz verschieden. An der dorsalen und ventralen Seite war er bei einem Exemplar 0,12 mm stark, während der an der Hinterfläche gelegene Teil nur 0,08 mm maß. Die sehr dünnen Wände zwischen den einzelnen Zellen sind allein stehen geblieben, da die Knorpelkörper meist infolge von Resorption geschwunden sind. Auch die Wände des Knorpels an der Innen- und Außenseite des Bulbus zeigen ganz schwache Entwicklung. Meist erstreckt sich, wie dies HENSEN auch für *Sepia* fand, nur eine Zelle durch die ganze Dicke des Knorpels. Daß dies jedoch keine allgemeine Geltung haben kann, lehren verschiedene Beispiele. In dem mit dem Irisknorpel verbundenen Ende des Äquatorialknorpels kann man bei *Chiroteuthis* bisweilen zwei Reihen von Zellen beobachten. Ebenso ist es bei *Illex* der Fall. Das glänzendste Beispiel liefert die Ausbildung des Äquatorialknorpels von *Ommatostrephes* (Fig. 30). Hier sind sogar vier Zellen durch die ganze Dicke des Knorpels entwickelt. Somit finden LANGERS Angaben, die HENSEN für unzutreffend erklärt hatte, auch ihre Bestätigung.

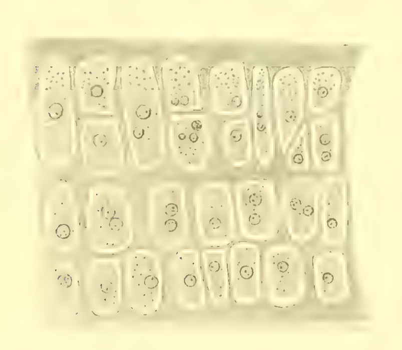


Fig. 30.
Längsschnitt durch den Äquatorialknorpel von *Ommatostrephes*. Vergr. 104.

c) Hintere Knorpelhaut.

Sie besteht bei *Chiroteuthis* (Fig. 27) aus einer dünnen, knorpligen Haut, in der vereinzelte Knorpelzellen anzutreffen sind. An

der hinteren, inneren Fläche des Bulbus, wo das Ganglion dem Bulbus anliegt, und an der siebförmig durchlöcherten Stelle, wo die Sehnerven hindurchtreten, ist sie auffallend stärker entwickelt, während man in der Gegend des vorderen, inneren Umfanges des Bulbus nur von einer zarten, bindegewebigen Lamelle sprechen kann. Durch ganz besondere Dicke zeichnet sich die hintere Knorpelhaut bei *Illex* aus, dort wo sie mit dem Äquatorialknorpel der hinteren Fläche des Bulbus in Verbindung steht. Hier übertrifft sie fast den Äquatorialknorpel an Stärke. Nach der vorderen Fläche hin nimmt sie allmählich an Dicke ab.

5. Ciliarmuskel.

Bereits LANGER (1850), nach dem der Muskel benannt worden ist, hat ihn folgendermaßen beschrieben: »An dem vorderen Stück der Sclerotica entsteht ein Binnenmuskel des Auges; seine Lage im Ciliarkörper, sein Verhältnis zur Linse machen es sehr wahrscheinlich, daß er der Accommodation des Auges diene. Er ist ringförmig gestaltet und hängt einerseits mit der knorpligen Sclerotica an ihrem Ringe, andrerseits durch seinen inneren Rand mit dem Strahlenkranz zusammen. Sein Gewebe besteht aus Fasern, die von dem andrer Muskeln dieser Tiere sich in nichts unterscheiden. Es sind platte, sehr lichte Bänder, am Rißende undeutlich längsgestreift und mit nur wenigen bemerkbaren Kernen versehen. Die Fasern liegen dicht gedrängt aneinander und bilden die Radien in diesem muskulösen Ringe, nach außen entstehen sie vom Knorpelring, nach innen endigen sie an den Falten des Strahlenkranzes, und da dieser in die Linse eingeht, so ist unmittelbar der andre Angriffspunkt des Muskels die Linse selbst.« Dieser LANGERsche Muskel wurde von H. MÜLLER (1854) bestätigt. Er stellte außerdem schiefe und kreisförmige Muskelfasern fest.

HENSEN (1865) gab folgende Beschreibung: »Der radiäre Muskel liegt am weitesten nach innen, er geht mit vielem Bindegewebe gemischt, teilweise zum Corpus ciliare; mit seinen äußeren Fasern setzt er sich aber an die innere Fläche des Irisknorpels. Nach außen von ihm folgt der Ringmuskel, der übrigens auch ein wenig schräg gerichtet ist; er ist nicht mit dem Sphincter der Iris kontinuierlich; nach außen von diesem wiederum liegt der Schrägmuskel, der weiter nach der Iris zu fast radiär wird und sich stark an die Kante des Knorpels befestigt.«

HESS (1909), der die Accommodation des Cephalopodenauges auf Grund physiologischer Untersuchungen an diesem Muskel feststellt,

macht nachstehende makroskopische Angaben über die Anatomie des Muskels, indem er den Augenbulbus von innen aus betrachtet: »Peripheriewärts von dem Ciliarring (Corpus ciliare) treffen wir bei allen Cephalopoden auf einen zweiten konzentrischen Ring, der aber zum Unterschied von jenem nicht überall gleiche Breite hat. Er ist durch wesentlich dunkelbraune, bei Sepien fast schwarze Farbe ausgezeichnet und sowohl ciliarwärts wie netzhautwärts scharf begrenzt. Oben und unten ist er am schmalsten, vorn und hinten meist um die Hälfte breiter. Es ist eine meist gleichmäßig weiße oder zart gestreifte, halb durchscheinende Masse. Am gehärteten Auge tritt die Streifung sehr viel deutlicher hervor. Die einzelnen Streifen vereinigen sich ciliarwärts zu feinen Bündeln, die kontinuierlich in die radiären Pfeiler des Ciliarringes übergehen.«

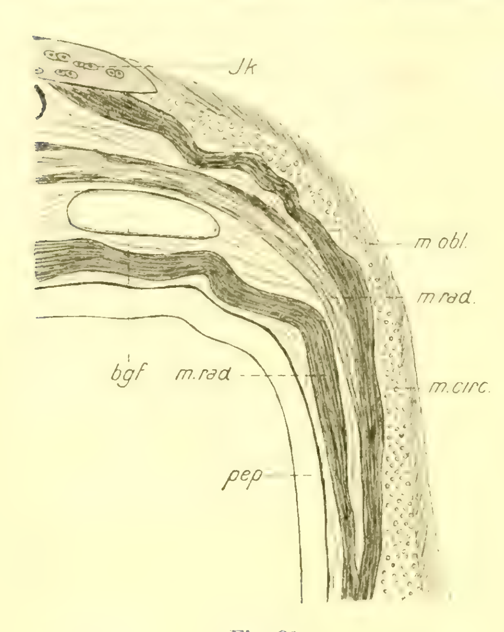


Fig. 31.
Längsschnitt durch den Ciliarmuskel von *Illex*. Vergr. 73.

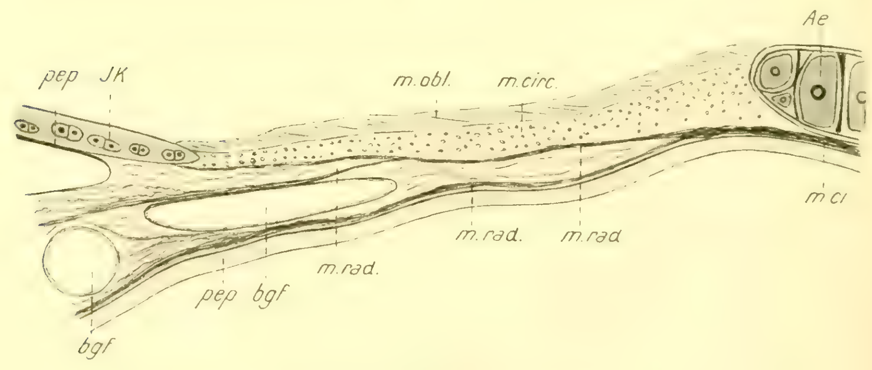


Fig. 32.
Längsschnitt durch den Ciliarmuskel von *Chiroteuthis*. Vergr. 73.

Was den ganzen Bezirk, den Radiär-, Ring- und Schrägmuskel,

bei *Chiroteuthis* (Fig. 32) anlangt, so stimmt er mit dem von *Illex* (Fig. 31) in bezug auf Ursprung, Verlauf und Ansatz vollkommen überein. Die schiefen, ringförmigen Muskelfasern sind genau so ausgeprägt wie bei *Sepia*; doch der Radiärmuskel läßt in bezug auf den Ursprung (Fig. 28, 29) eine kleine Abweichung erkennen. Er entspringt bei *Chiroteuthis* und *Illex* nicht, wie HENSEN bei *Sepia* feststellt, an der äußeren Kante des Äquatorialknorpels, sondern nimmt seinen Ursprung an der inneren Wand des Knorpels, und zwar in der Mitte desselben, wo die Retina ihr Ende hat (Fig. 27, 28, 29). Dieses Verhalten scheint für alle Oegopsiden typisch zu sein. Den Verlauf des Radiärmuskels, der für eine Accommodation des Auges hauptsächlich in Frage kommt, möchte ich eingehender, als es bisher geschehen ist, beschreiben. Er läßt erkennen (Fig. 31, 32), daß er sich aus drei Teilen zusammensetzt. Zunächst zieht dieser Muskel, z. B. bei *Illex*, wo er am deutlichsten ausgeprägt ist, dem Knorpel eng anliegend, bis an dessen Ende (Fig. 28), um sich hier in zwei Äste zu teilen, die die großen Blutgefäße zwischen sich nehmen. Der innere, der am kräftigsten entwickelte, verläuft unterhalb der großen Ringgefäße und geht in den inneren Teil des Corpus ciliare. Der äußere Ast, der sich abermals teilt, zieht oberhalb der großen Gefäße. Der eine Teil, der zu äußerst gelegen ist, setzt sich an der hinteren, inneren Kante des Irisknorpels an, der andre, der stark von Bindegewebe durchsetzt ist, zieht nach dem Corpus ciliare, um sich in das starke Bindegewebsseptum fortzusetzen. Übrigens ist auch bei *Sepia* diese Dreiteilung des Radiärmuskels zu bemerken, nur mit dem schon erwähnten Unterschied, daß er an der vorderen Kante des Äquatorialknorpels entspringt. Sind diese drei Teile des Muskels bei *Sepia* kräftig, bei *Illex* (Fig. 31) sogar äußerst kräftig ausgebildet, so ist bei *Chiroteuthis* (Fig. 32) eine ganz schwache Entwicklung recht sinnfällig. Interessant ist z. B. ein Vergleich der Stärke des innersten Astes des Radiärmuskels von *Illex* und *Chiroteuthis* bei gleichgroßen Augen. Bei *Illex* hat die dünnste Stelle eine Dicke von 0,025 mm, die dickste 0,05 mm aufzuweisen, während bei *Chiroteuthis* die dickste Stelle nur 0,0065 mm mißt. Die dünnste Stelle von *Illex* ist also viermal, die dickste sogar achtmal so stark wie bei *Chiroteuthis*. Außerdem tritt bei *Chiroteuthis* das Bindegewebe stark in den Vordergrund, wie dies am besten die VAN GIESONsche Färbung beweist, die den Radiärmuskel z. B. fast nur rot färbt. Gelbgefärbte Muskelfasern sind nur ganz vereinzelt zu sehen. Diese starke Reduktion des Ciliarmuskels bei *Chiroteuthis* ist eine leicht erklärliche Anpassung

an das Tiefenleben, und man kann wohl auf Grund dieses Befundes, für *Chiroteuthis* wenigstens, die berechtigte Annahme machen, daß dieser Tiefseeform kaum ein Accommodationsvermögen zukommen kann. Chun (1910) konnte bei *Benthoteuthis* auch nur eine ganz schwache Ausbildung des Ciliarmuskels feststellen; er war jedoch der Meinung, daß den Tiefseecephalopoden eine geringe Accommodationsfähigkeit nicht abzusprechen sei. Bei *Chiroteuthis* sprechen also zwei Gründe gegen eine Funktionsfähigkeit. 1. die äußerst schwache Entwicklung dieses Muskels, zumal wenn man die relativ große Form der Augen in Betracht zieht, 2. die vorwiegende Ausbildung des Bindegewebes, in dem Muskelfasern nur ganz vereinzelt anzutreffen sind.

6. Die muskulöse Verbindung des Äquatorialknorpels mit der hinteren Knorpelhaut.

Präpariert man ein Auge, z. B. von *Illex*, so weit ab, daß die ganze Sclera zutage tritt, so kann man an der ganzen vorderen Fläche des Augenbulbus zwischen Äquatorialknorpel und hinterer Knorpelhaut schon mit bloßem Auge einen deutlich sich abhebenden, sichelförmigen Bezirk beobachten (Fig. 10, 15, 17), der dorsal- und ventral-

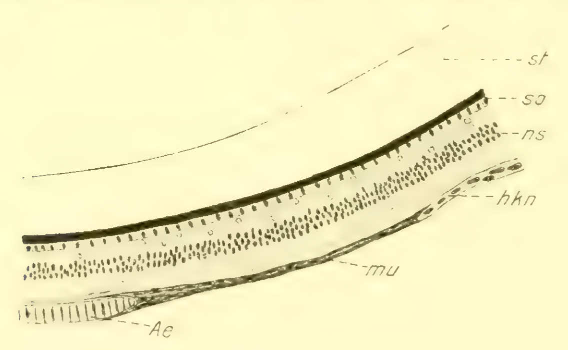


Fig. 33.

Längsschnitt durch die muskulöse Verbindung des Äquatorialknorpels mit der hinteren Knorpelhaut. Vergr. 41.

wärts ganz allmählich immer schmäler wird. Er ist bisher noch nicht beschrieben worden. Untersucht man diese Stelle mikroskopisch, so findet man, daß es sich um eine Einschaltung zwischen Äquatorialknorpel und hinterer Knorpelhaut handelt, die bei *Illex* fast ausschließlich aus Muskelfasern, wie Fig. 33 (*mu*) zeigt, bei den Myopsiden *Rossia* und *Loligo* aus Bindegewebe und Muskelfasern besteht. Die Muskelfasern, die radiär verlaufen, sind mit den typischen, länglichen Kernen ausgestattet. Bei den Tiefseeformen *Abraliopsis* und

Chiroteuthis läßt sich eine deutliche Ausbildung nicht feststellen. Die Myopsiden zeigen eine breitere Entwicklung des ganzen Bezirkes.

Möglicherweise steht dieser sichelförmige Muskelbezirk im Dienste der Accommodation. Bekanntlich hat Hess (1909) eine einwandfreie, jetzt allgemein anerkannte Theorie über den Accommodationsmechanismus aufgestellt. Ihm gelang es, durch Reizung des Gehirnganglions die Kontraktion des Ciliarmuskels zu bewirken. Diese Kontraktion bedingt es, daß die dem Muskel entsprechende, ringförmige Partie der Augenhöhle verkleinert, und der Druck im Innern erheblich gesteigert wird. Durch den gesteigerten intraocularen Druck wird nicht nur die mit den Bulbushüllen aufs innigste zusammenhängende Linse ohne Änderung ihrer Form nach vorn gedrängt, sondern daneben werden, wie Hess besonders hervorhebt, auch die nachgiebigen Hüllen der hinteren Bulbushälfte ausgebuchtet.

Da der von mir beschriebene Muskelbezirk einen Teil der Bulbushülle selbst ausmacht, kann er um so eher für die Accommodation in Frage kommen. Zwei Möglichkeiten einer Erklärung lassen sich anführen: 1. die Kontraktion erfolgt gleichzeitig mit der des Ciliarmuskels, wobei der intraoculare Druck entsprechend erhöht werden dürfte. 2. die Kontraktion tritt erst ein, nachdem sich der Ciliarmuskel kontrahiert und die hintere Hälfte des Bulbus ausgebuchtet hat. Auf diese Weise könnte es der Muskel bedingen, daß diese hintere Bulbushälfte in ihre alte Lage gebracht würde.

Der Muskelbezirk befindet sich, wie erwähnt, nur an der vorderen Augenfläche. Dies hat seinen Grund in folgendem: an der hinteren, median gelegenen Fläche liegt das Ganglion dem Bulbus eng an, so daß hier der Bulbus sich nicht ausbuchten kann. Also würde an dieser Stelle der Muskel überhaupt nicht wirken können.

7. Corpus ciliare.

Es zeigt bei *Chiroteuthis* (Fig. 27, 29) denselben Bau wie bei allen andern Cephalopoden; besonders reichlich ist es von Blutgefäßen durchsetzt. Das Bindegewebsseptum, das aus dem mittleren Teil des Radiärmuskels hervorgeht, läuft bis zur Linse. Es ist kurz vor dem Übergang in die Linse durch eine Verdickung ausgezeichnet (Fig. 27, 29), die, scheinbar knorpliger Natur, einen schützenden Ring um das Auge bildet. Unterhalb dieser Anschwellung in dem hinteren Ciliarknorpel treten stark pigmentierte Zellen auf (Fig. 29). Die großen Epithelzellen (auf den Zeichnungen nicht zu sehen) kommen kaum bis an die verdickte Stelle des Bindegewebsseptums heran, stehen also

in weitem Abstand von der Linse, so daß ihre faserigen Ausläufer, die alle nach der Linse streben, besonders lang erscheinen. Das der hinteren Fläche des Corpus ciliare anliegende Pigmentepithel ist nur schwach entwickelt (Fig. 29).

8. Retina.

Für die Erörterungen über die Retina möchte ich ausschließlich die von *Chiroteuthis* in Betracht ziehen. Sie erstreckt sich allseitig bis zur Mitte des Äquatorialknorpels (Fig. 27). Zwischen ihr und der Sclera kommen viele große Capillaren in einem sternförmigen Bindegewebe vor (Fig. 27, 34). Auch unterhalb der Basalmembran (Fig. 34) liegen zahlreiche Gefäße, die mehr oder weniger von rundlichen Blutkörpern und ihren meist zwei- und dreilappigen Kernen erfüllt sind. Die Retina ist nicht überall, wie Fig. 27 zeigt, von derselben Dicke, und zwar sind es vor allem die verschieden langen Stäbchen, die diese Formveränderung bedingen. In der Mitte ist eine Zone, die kürzere Stäbchen von 0,21 mm Länge aufzuweisen hat. Dorsalwärts sind sie bereits 0,27 mm lang. Die dickste Stelle aber, die des deutlichsten Sehens, ist mehr ventral gelegen und ist durch 0,32 mm bis 0,36 mm lange, dicht gedrängt stehende Stäbchen ausgezeichnet. An dieser Stelle zeigt auch die Kernregion (Fig. 27) ein besonderes Verhalten, indem hier mehrere Schichten von Sehzellenkernen, die teils oval, teils rund gestaltet sind, auftreten. Eine Fovea, wie sie Chun (1910) bei *Benthoteuthis* beschreibt, konnte ich nicht feststellen; die ventral gelegene, verdickte Stelle entspricht ihr offenbar.

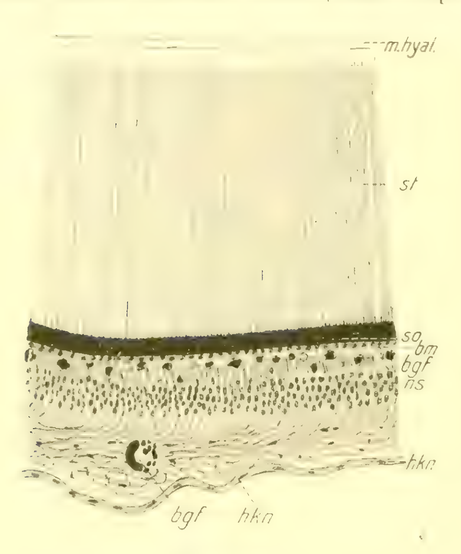


Fig. 34.
Längsschnitt durch die Retina von *Chiroteuthis*.
Vergr. 109.

Was die Pigmentverhältnisse der Retina anlangt, so kann ich über eine recht interessante Erscheinung berichten. Chun (1910) fand bei allen pelagischen Tiefseeformen eine ausgesprochene Dun-

kelstellung des Pigments und kam daher zu folgender Annahme: »Bei dem Befund«, so schreibt er, »spiegelt sich die pelagische Eigenart unsrer Tiefseeformen so sinnfällig wieder, daß es mir zweifelhaft erscheint, ob ihnen überhaupt eine Pigmentwanderung zukommt.« Daß aber eine Pigmentwanderung bei Tiefseeformen unter bestimmten Verhältnissen nicht ausgeschlossen ist, lehrt ein Exemplar von *Chiroteuthis*, das Pigment sogar vitralwärts in den zugespitzten Enden der Stäbchen in kolbenförmiger Anordnung zeigt (Fig. 35). Wie Hess (1905) bei allen andern, nicht in der Tiefsee lebenden Arten hat nachweisen können, so muß auch hier das Pigment, durch irgendwelchen Lichtreiz veranlaßt, in den Stäbchen nach vorn gewandert sein, wo die einzelnen Pigmentanhäufungen eine dichte innere Zone, die sich über die ganze Retina erstreckt, zusammensetzen. Es ist also hiermit entgegen der Vermutung Chuns festgestellt, daß eine Pigmentwanderung auch bei Tiefseecephalopoden möglich ist.



Fig. 35.
Längsschnitt durch die distale Stäbchenregion von *Chiroteuthis*; Pigmentanhäufung. Vergr. 500.

Über die Ursache, welcher Lichtreiz diese Wanderung bedingt hat, lassen sich nur Vermutungen aussprechen. Da allgemein angenommen wird, daß in der Tiefsee dauernde Dunkelheit herrscht, ist es wohl ausgeschlossen, daß eine Reizung der lichtperzipierenden Elemente in der Tiefe stattgefunden hat. Obgleich für diese äußerst lichtempfindlichen Dunkeltiere der Lichtreiz gar nicht so intensiv zu sein braucht, um zu reagieren, so dürfte doch die Leuchtkraft der Leuchtorgane lichtproduzierender Tiere kaum ausreichen, um eine derartige Pigmentwanderung bis in die vitralwärts gelegenen Enden der Stäbchen hervorzurufen. Eine andre Deutung wird wohl die richtigere sein. Chun (1910) erwähnt in der Einleitung zu seinem großen Tiefseewerk, daß die Tiefseecephalopoden in Ausnahmefällen, durch verschiedene Bedingungen veranlaßt, in gutem Zustand an die Oberfläche getrieben werden. Nun ist es möglich, daß das in Rede stehende Exemplar, in oberflächliche Regionen gedrängt, am Tage erbeutet worden ist, so daß der intensive Lichtreiz die Pigmentwanderung bis in die äußersten Enden der Stäbchen hat veranlassen können. Denkbar wäre noch die Möglichkeit, daß das Tier beim Heraufziehen aus der Tiefe an die Oberfläche hier dem intensiven Sonnenlicht ausgesetzt gewesen ist. Eines steht jedenfalls einwandfrei

fest, daß den Tiefenformen unter bestimmten Verhältnissen eine Wanderung des Pigmentes zukommen kann.

Eine merkwürdige, auf irgendwelche mechanische Einflüsse zurückzuführende Erscheinung ist noch erwähnenswert. In den Stäbchen von *Chiroteuthis* findet sich bei einigen Exemplaren eine Unmenge von großen und kleinen körnigen Gebilden (Fig. 36), die teils rund, teils oval gestaltet sind. Sie werden nur durch Heidenhainsches Eisenhämatoxylin intensiv schwarz gefärbt, bei andern Färbungsmitteln, z. B. Hämalaun, Delafieldschem Hämatoxylin und van Giesonscher Färbung treten sie nur ganz undeutlich in die Erscheinung. Die Stäbchen sind meist auseinandergedrängt und zum Teil zerrissen (Fig. 37). Die Stäbchenschichte hat sich in toto von der übrigen Retina losgetrennt.

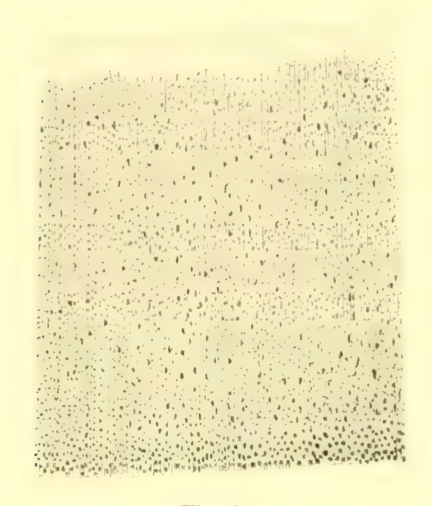


Fig. 36.
Längsschnitt durch die Stäbchenregion von *Chiroteuthis* mit den schwarzen, körnigen Gebilden. Vergr. 109.

Hensen (1865) fand in den Stäbchen von *Sepia* feinkörnigen Inhalt, zum Teil auch mit größeren Körnern. Scheinbar sind diese Gebilde mit den soeben beschriebenen identisch. Merton (1905) erwähnt, daß in den Stäbchen von *Illex* große und kleine tropfenartige Gebilde auftreten, die seiner Vermutung nach von blasigen, unterhalb der Basalmembran gelegenen Elementen herrühren und fettiger oder öliger Natur sein sollen.

Die Annahme, daß es Fett oder Öl sein könne, ist auszuschließen, da weder Sudan III noch Osmiumsäure irgendwelche Reaktion erkennen lassen.

Wie erwähnt, liegen bei normalem Auge unterhalb der Basalmembran (Fig. 34) zahlreiche Capillaren, die mit den zwischen Sclera und Retina gelegenen in Verbindung stehen. Der Inhalt aller Gefäße hat, wie es auch bei den körnigen Gebilden in den Stäbchen der Fall ist, nur bei Heidenhain-Färbung eine tiefschwarze Farbe aufzuweisen. Bei genauerer Untersuchung läßt sich feststellen, daß der Blutkörperinhalt der Capillaren aus kleinen Körnchen und rundlich und oval gestalteten Kernen besteht. Nach Cuénot (1891) enthält das Plasma

der Blutkörperchen zahlreiche Körnchen. Die Kerne der Blutkörperchen sind meist zwei- bis dreilappig oder rund und oval gestaltet oder bestehen aus zwei Teilen. Insbesondere die mit ovalen Kernen ausgestatteten Blutkörperchen sind ganz erfüllt von Körnchen.

Diese Körnchen und Kerne sind aller Wahrscheinlichkeit nach dieselben Gebilde, die in den Stäbchen angetroffen werden (Fig. 36, 37). Von Blutgefäßen mit Inhalt unterhalb der Basalmembran und zwischen Sclera und Retina ist bei diesen Augen nichts wahrzunehmen. Wie auch die Gebilde in die Stäbchenschichte hineingekommen sein mögen, ob durch die Konservierungsflüssigkeit bedingt oder durch den kolossalen Druckunterschied, der zwischen den Regionen der Tiefsee und der Oberfläche besteht, hervorgerufen, will ich dahingestellt sein lassen. Vermutlich hat sich der Inhalt sämtlicher, in der Retina gelegenen Capillaren in die Stäbchen ergossen, was eine starke Verletzung der Sockelregion und eine Lostrennung der Stäbchenschichte in toto zur Folge gehabt hat.

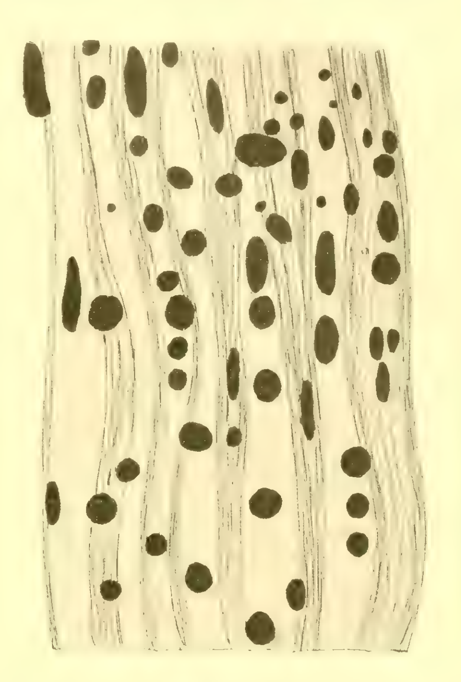


Fig. 37.
Längsschnitt durch die proximale Stäbchenregion von *Chirotheuthis*. Vergr. 605.

Zusammenstellung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Die vergleichend-anatomische Darstellung der äußeren Augenmuskeln ergab eine nahezu vollkommene Übereinstimmung bei Oegopsiden und Myopsiden. Die Octopoden bilden eine in sich abgeschlossene Gruppe. *Argonauto argo* stellt in bezug auf die Augenmuskulatur die niedrigste Organisationsstufe dar.

2. Auf Grund des anatomischen Verhaltens der Augenmuskeln ist eine allseitige Bewegung des Bulbus möglich.

3. Die äußerst schwache Ausbildung des Ciliarmuskels der rela-

tiv großen Augen von *Chiroteuthis imperator* schließt eine Accommodationsmöglichkeit aus, was auf den Lichtmangel in der Tiefsee zurückgeführt werden kann.

4. Die muskulöse Verbindung des Äquatorialknorpels mit der hinteren Knorpelhaut (*Illex*, *Rossia*, *Sepia*) dürfte im Dienste der Accommodation stehen.

5. Die ventral gelegene, durch auffallend lange Stäbchen (0,36 mm) ausgezeichnete Stelle der Retina von *Chiroteuthis* entspricht offenbar der von CHUN bei *Benthoteuthis* beschriebenen Fovea.

6. Eine Pigmentwanderung in der Retina der Tiefseecephalopoden (*Chiroteuthis*) kann unter bestimmten Verhältnissen stattfinden. Bei einem Exemplar wurde eine dichte, innere Pigmentzone gefunden.

7. In der Stäbchenschichte der Retina wurden bei einigen Exemplaren von *Chiroteuthis* zahlreiche körnige, mit HEIDENHAIN tiefschwarz gefärbte Gebilde festgestellt, die aller Wahrscheinlichkeit nach den Inhalt der vielen, in der Retina gelegenen Capillaren repräsentieren.

Leipzig, im April 1915.

Literaturverzeichnis.

1835. KROHN, Beitrag zur näheren Kenntnis des Auges der Cephalopoden. N. acta Acad. Leop. Carol.

1842. — Nachtr. Bemerkungen über den Bau des Cephalopodenauges. Vhdl. d. Leop. Carol. Akad. Bd. XIX.

1850. LANGER, Über einen Binnenmuskel des Cephalopodenauges. Sitzber. d. K. Akad. d. Wiss. M. u. Cl. 1850.

1854. MÜLLER, Bau der Cephalopoden. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. IV.

1862-1866. BRONN-KEFERSTEIN, Klassen und Ordnungen der Weichtiere. Bd. III. 2. Abt. Leipzig.

1864. BABUCHIN, Bau der Cephalopodenretina. Würzbgr. Naturw. Zeitschr. Bd. V.

1865. HENSEN, Bau des Cephalopodenauges. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XV.

1865-1866. STEINLIN, Beiträge zur Anatomie der Retina. Verhdl. d. St. Gallischen naturw. Gesellsch.

1868. SCHULTZE, Bau der Retina. Verhdl. d. naturf. Ver. d. preuß. Rheinlands u. Westfalen. 25. Jahrg.

1869. — Stäbchen der Retina. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. V.

1872. HOFFMANN, Retina und Pars ciliaris. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. I. Heft 2.

1878. SCHÖBL, Blutgefäße des Cephalopodenauges. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XV.

1879. Richiardi, Sul occhio dei Cefalopodi. Comm. Soc. Tosc. d. scienc. natur. Pisa.

1880. Brock, Beschreibung der Kopfmuskulatur der Decapoden. Morph. Jahrb. Bd. VI.

1882. — Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI.

1886. Grenacher, Retina des Auges. Abhdl. d. naturf. Gesellschaft zu Halle. Bd. XVI.

1888. Lang, Lehrbuch der vergl. Anatomie.

1891. Rawitz, Über Pigmentverschiebungen im Cephalopodenauge unter dem Einfluß der Dunkelheit. Vorl. Mitt.

1891. Cuénot, Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale 2. Invertébrés in: Arch. expér. (2). Vol. IX.

1892. Rawitz, Zur Physiologie der Cephalopodenretina. Arch. f. Anat. u. Phys. Phys. Abt. I. 10.

1893. Faussek, Weißer Körper bei Cephalopoden. Mémoires de l'Acad. Impériale des Sciences de St. Pétersbourg. VII. Série. T. XL.

1894. Lenhossék, Zur Kenntnis der Netzhaut der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVIII.

1895. Kopsch, Das Augenganglion der Cephalopoden. Anat. Anzeiger. Bd. XI.

1895. Grenacher, Retina der Cephalopoden. Zool. Anz. 18. Jahrg.

1896. Lenhossék, Histologische Untersuchungen am Schlappen der Cephalopoden. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XLVII.

1897. Beer, Accommodation des Cephalopodenauges. Arch. Phys. Pflüger. Bd. LXVII.

1899. Beck, Die bei Belichtung der Netzhaut von Eledone moschata entstehenden Aktionsströme. Pflügers Anat. Bd. LXXVIII.

1900. Hesse, Augen einiger Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVIII.

1902. — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXII.

1902. Magnus, Pupillarreaktion der Octopoden. Arch. Gesamte Phys. Bd. XCII.

1902. Hess, Über das Vorkommen von Sehpurpur bei Cephalopoden. Centralbl. Phys. Bd. XVI.

1903. Chun, Augen der Tiefseecephalopoden. Verh. d. Z. Gesellsch. 13. Vers.

1904. Piper, Das elektromotorische Verhalten der Retina bei Eledone. Arch. f. Anat. und Phys. Phys. Abt.

1904. Muskens, Über eine eigentümliche kompensatorische Augenbewegung der Octopoden mit Bemerkungen über deren Zwangsbewegungen. Anat. Phys. Phys. Abt.

1905. Hess, Beiträge zur Physiologie und Anatomie des Cephalopodenauges. Arch. Gesamte Phys. Bd. CIX.

1905. Merton, Über die Retina von Nautilus und einigen dibranchiaten Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXIX.

1907. Heine, Über Augenbinnendruck und Accommodation bei Loligo, Octopus, Sepia. Med. Naturw. Arch. I.

1909. Hess, Accommodation der Cephalopoden. Arch. Augenheilk. Wiesbaden. Bd. LXIV.

1909. Bauer, Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. Mitt. d. z. Station Neapel. Bd. XIX.

1910. Pflugk, Die Accommodation der Cephalopoden und Fische. Ber. 36. Vers. Ophth. Ges. Wiesbaden.

1910. Chun, Die Oegopsiden. I. Teil. Wiss. Ergeb. d. deutsch. Tiefseeexped. Bd. XVIII.

Erklärung der Abkürzungen.

m. ant., Musculus anterior;
m. ant. con., Musculus anterior coniunctus;
m. inf., Musculus inferior;
m. post., Musculus posterior;
m. sup., Musculus superior;
m. sup. con., Musculus superior coniunctus;
m. trochl., Trochlearknorpelmuskel;
O, Orbitalknorpel;
Tr, Trochlearknorpel.

Ae, Äquatorialknorpel;
Ar, e, Argentea externa;
Ar, i, Argentea interna;
bgf, Blutgefäß;
bm, Basalmembran;
co, ci, Corpus ciliare;
D, Durchtrittsstelle des Schlundkopfes;
hkn, hintere Knorpelhaut;
Jk, Irisknorpel;
kn, knorplige Anschwellung;
l, Linse;
lu, Leuchtorgan;
m, Muskel;
m.ci, Ciliarmuskel;
m.circ., Ringmuskelfasern;
m.hyal., Membrana hyaloidea;
m.obl., schrägverlaufende Fasern;
m.rad., Radiärmuskelfasern;
mu, muskulöse Verbindung;
ns, Kerne der Sehzellen;
pep, Pigmentepithel;
piz, Pigmentzellen;
re, Retina;
s, Septum;
so, Sockelregion;
sph, Sphincter Iridis;
st, Stäbchen.

Zur Anatomie von Cirroteuthis umbellata Fischer und Stauroteuthis sp.

Von

Albin Ebersbach
aus Rüsdorf bei Glauchau.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 28 Figuren im Text und Tafel VIII und IX.

Inhaltsangabe.

Einleitung und Literatur.

Unter den Octopoden bildet die von KEFERSTEIN (1866) gegründete Familie der Cirroteuthiden eine scharf umschriebene, aberrante Gruppe. Sie umfaßt Formen mit flügelförmigen Flossen und einreihig angeordneten Saugnäpfen, die mit paarigen Cirren wechseln, Formen, deren Mantel ferner rundum bis zur Trichterbasis mit dem Kopfe verwachsen ist und die sich durch einen »Rückenknorpel« wie durch den Mangel des Tintenbeutels auszeichnen.

Sie werden heute in folgende Gattungen zusammengefaßt: *Cirroteuthis* Eschricht 1836, *Stauroteuthis* Verrill 1879, *Opisthoteuthis* Verrill 1883, *Vampyroteuthis* Chun 1903, *Froekenia* Hoyle 1904 und *Cirrothauma* Chun 1911. Neuerdings hat NAEF (1912) die Opisthoteuthiden als selbständige Familie von den Cirroteuthiden abgetrennt. Zwar wurde die Gültigkeit des ursprünglich auf nur ein einziges weibliches Exemplar gegründeten Genus *Stauroteuthis* von P. FISCHER (1883) und anfangs auch von HOYLE (1885) bezweifelt, jedoch hat der letztere dieser beiden Forscher nach späterer genauer Untersuchung mehrerer hierzu gehöriger Exemplare die Selbständigkeit dieses Genus vollkommen anerkannt (HOYLE 1904) und rechnet ihm folgende drei Arten zu: *Stauroteuthis syrtensis* Verrill, *Stauroteuthis meangensis* (= *Cirroteuthis meangensis*) Hoyle und *Stauroteuthis hippocrepium* Hoyle. Die letztere Art erachtet er für identisch mit *Cirroteuthis umbellata*.

Die erste Beschreibung der Species *Cirroteuthis umbellata* gab uns PAUL FISCHER (1883) in seiner »Note préliminaire sur une nouvelle espèce du genre Cirroteuthis«. Sie gründet sich auf drei auf den Fahrten des »Travailleur« und des »Talisman« gefangene Individuen, von denen die beiden größeren schwer beschädigt waren und das dritte zwar unversehrt und noch lebend die Oberfläche erreichte, jedoch noch auf einem sehr jugendlichen Stadium sich befand. So mußte denn die in den vorläufigen Mitteilungen gegebene erste Diagnose sehr unvollkommen und lückenhaft ausfallen, was um so unangenehmer empfunden wurde, als ihr keinerlei Abbildungen beigefügt waren. Diesem Mangel wurde erst einigermaßen abgeholfen durch die von H. FISCHER viel später (1906) veröffentlichte genaue Beschreibung derselben drei Exemplare, die besonders noch durch Photographien und nach dem lebenden Tiere angefertigte Aquarelle an Wert gewinnt. Inzwischen wurde im Jahre 1896 auf der Ausfahrt der »Prin-

cesse-Alice« abermals ein Vertreter dieser Species in 4366 m Tiefe gefangen und von JOUBIN (1900) in Wort und Bild dargestellt. Leider aber gibt auch dieser Forscher nur eine äußere Beschreibung und erwähnt namentlich nichts über Gestalt und Lage des für die Systematik wichtigen »Rückenknorpels«. Erst HOYLE (1904) macht hierüber in seiner Beschreibung des *Stauroteuthis hippocrepium* genauere Angaben und gibt uns einen Schlüssel zur Unterscheidung der bis dahin bekannten Genera und Species der Familie der Cirroteuthiden. Schließlich bringt noch MASSY (1907) einige kurze Notizen über die Art *Cirroteuthis umbellata*, die jedoch auch nur eine rein äußerliche Beschreibung enthalten.

Über die Anatomie selbst der Cirroteuthiden lagen bis 1906 nur spärliche Angaben vor. Sie beschränken sich in der Hauptsache auf die Arbeit der beiden Dänen REINHARDT und PROSCH (1846) über *Sciadophorus* (= *Cirroteuthis*) *Mülleri*. Die erste gründlichere Untersuchung einer Species, nämlich von *Opisthoteuthis depressa*, verdanken wir W. TH. MEYER (1906). Auf sie werde ich in meiner Arbeit immer wieder zurückkommen müssen. Endlich berichtet uns noch CHUN (1911) über die Anatomie des blinden *Cirrothauma Murrayi*, wohl des eigenartigsten Vertreters der ganzen Familie der Cirroteuthiden.

In größerer Anzahl wurden Individuen von *Cirroteuthis umbellata* erst auf der im Sommer 1910 von Sir JOHN MURRAY ausgerüsteten Tiefseeexpedition gefangen, welche auf dem Stationsschiff »Michael Sars« die Tiefen des Nordatlantischen Ozeans zwischen England und der Neufundlandsbank und südlich bis zu den Canarischen Inseln in ozeanographischer und biologischer Hinsicht untersuchte, und von deren reicher Ausbeute Herrn Geheimrat CHUN die Cephalopoden anvertraut wurden. Die Ergebnisse ihrer Sichtung sind im »Report of the Scientific results of the ,Michael Sars' North Atlantic deep Sea Expedition 1910« niedergelegt (CHUN 1912).

Herr Geheimrat Prof. CHUN stellte mir nun die Aufgabe, an diesem wertvollen Material von *Cirroteuthis umbellata* die bis jetzt sehr spärlichen Angaben über die Anatomie dieser seltenen Species zu ergänzen, eine Aufgabe, der ich mich gern unterzogen habe. Meine Untersuchungen wurden noch unter der Leitung dieses hochverehrten Lehrers völlig zu Ende geführt. Leider war es mir aber nicht vergönnt, ihm auch die abgeschlossene Arbeit noch vorlegen zu können. Für die stete Anteilnahme beim Fortgang meiner Untersuchungen, worin er mich mit so manchem fachmännischen Rat unterstützte,

bin ich ihm zu herzlichem Danke verpflichtet. Auch Herrn Prof. Dr. Woltereck und den Herren Dr. Steche und Dr. Hempelmann schulde ich Dank für ihr freundliches Interesse.

Körperform und äußere Gliederung.

(Textfig. 1 und 2.)

Das äußere Aussehen der mir vorliegenden sechs Exemplare, welches im wesentlichen durch den sackförmigen Mantel mit den paddelförmigen Flossen und das merkwürdige, die Arme untereinander verbindende große Segel bedingt wird, erinnert an *Opisthoteuthis* und gemahnt uns daran, daß wir es mit Tiefenformen zu tun haben, welche nahe dem Grunde leben, wofür auch die Tatsache spricht, daß alle Tiere mit dem Trawl gefangen worden sind.

Der Mantelabschnitt zeigt wegen seiner gallertigen Umbildung keine scharf umrissene Form. Er ist plump sackförmig, hinten abgerundet und durchweg ein wenig breiter als lang. Bei dem von Station 70 stammenden, außergewöhnlich großen, leider etwas beschädigten Exemplar, das eine Gesamtlänge von 390 mm hat, beträgt die Mantellänge (ventral bis zum Trichter) 75 mm bei einer zwischen den Flossen gemessenen Körperbreite von 80 mm. Das vorzüglich erhaltene Exemplar von Station 25 besitzt bei einer Gesamtlänge von 185 mm und einer Körperbreite von 85 mm eine ventrale Mantellänge von 60 mm. Von den vier auf Station 53 gefangenen, etwas kleineren Tieren will ich nur die Maße des größten von ihnen angeben. Sie sind: Gesamtlänge 175 mm, Körperbreite 70 mm und ventrale Mantellänge 50 mm. Die beiden in der Mitte des Rumpfes seitlich wagerecht abstehenden Flossen haben die gewöhnliche, breit lanzettliche Form. Ihr Hinterrand ist etwas verdickt, während der seitliche und vordere Rand in einen dünnen Flossensaum auslaufen. Sie sind bei dem von Station 70 stammenden Exemplar 25 mm breit und 50 mm lang, bei dem Exemplar von Station 25 nur 22 mm breit, aber 34 mm lang, und bei dem größten Tiere von Station 53 endlich erreichen sie eine Länge von 45 mm bei einer Breite von 20 mm.

Nach vorn zu geht der Rumpf unmerklich in den Kopfabschnitt über. Dieser ist also vom Rumpf durchaus nicht abgesetzt und erreicht ihn auch vollkommen in der Breite, die hauptsächlich durch die großen, ziemlich weit auseinandergerückten Augen bedingt wird. Die Augen sind an allen Exemplaren nur als dunkle Flecken unter der dicken, halbdurchscheinenden Haut bemerkbar. Ihre Öffnungen sind an fast allen Tieren fest zugekniffen.

Die von außen kräftig muskulös erscheinenden Arme sind ungleich lang und durch ein gewaltiges Segel, die Umbrella, untereinander verbunden. An ihrer Basis haben sie einen stumpf keilförmigen Querschnitt und nehmen im ersten Drittel ein wenig an Stärke zu, so daß sie einen ovalen Querschnitt erlangen. Dann verschmälern sie sich allmählich wieder und laufen in eine stummelförmige Spitze aus. Die dorsalen Arme sind die längsten, die ventralen immer die kürzesten. Hier sind ihre Maße:

Tier v. Stat. 70		Tier v. Stat. 25	Größtes Tier v. Stat. 53
1. Arm	300	130	120
2. Arm	260	115	115
3. Arm	230	104	100
4. Arm	220	96	90

Die Umbrella erstreckt sich ziemlich weit gegen die Armspitze. Sie erreicht sie sogar mit einem sehr dünnen, schmalen Saum, der beiderseits am Arme zur Spitze hinaufläuft. Immerhin kann man bei dem Exemplar von Station 70, soweit dies sein Erhaltungszustand erkennen läßt, ein 5—8 cm langes Spitzenstück als frei von der Umbrella betrachten. Bei den übrigen Exemplaren bleibt nur ein 4—6 cm langes Stück frei. Hierbei ist jedoch noch zu bemerken, daß an der Ventralseite jedes Armes die Umbrella nicht ganz so weit hinauf reicht. Ihr vorderster Anheftungspunkt, der durch eine kleine knötchenförmige Verdickung gekennzeichnet ist, liegt etwa 1 cm hinter dem an der Dorsalseite zurück. Die Umbrella sitzt an den beiden Seiten, wie an der den Saugnäpfen gegenüberliegenden Außenseite den Armen an, so daß ein Zwischenseptum, wie bei *Cirroteuthis Mülleri* nicht vorhanden ist. Die Arme liegen also in der Umbrella und ragen nach innen nur als stumpf keilfömige Erhebungen vor, nach außen sind ihre Konturen aber durch das reichlich entwickelte subcutane Bindegewebe fast völlig verwischt, wie dies namentlich an dem wohlerhaltenen Tier von Station 25 deutlich hervorgeht. Ein Schema des Armkranzes mit der daran ansetzenden Umbrella würde also völlig mit dem von Joubin (1900) und H. Fischer (1906) gegebenen übereinstimmen. — Die einreihig angeordneten Saugnäpfe eines jeden Armes schwanken an Zahl, bei dem Exemplar von Station 70 zwischen 55 und 45, bei dem von Station 25 zwischen 60 und 50 und bei dem größten Tiere von Station 53 endlich zwischen 55 und 45. Sie liegen tief in die gallertige Cutis eingesenkt und ragen nur mit ihrer schmalen, kreisförmigen Randscheibe vor. Sie gleichen sich bei allen Exem-

plaren an Größe, indem der Durchmesser der größten unter ihnen 1,5 mm nicht überschreitet.

Nur das große Exemplar von Station 70 macht eine Ausnahme, seine Saugnäpfe erreichen eine Breite von 3 mm.



Textfig. 1.
Dorsalansicht von *Cirroteuthis umbellata.*

Mit den Saugnäpfen wechseln die paarig angeordneten und seitlich zwischen ihnen stehenden fadenförmigen Cirren ab. Sie sind wahrscheinlich Organe eines chemischen Sinnes. Da sie retractil sind, kann uns ihre wechselnde Länge nicht weiter auffallen. Die größte Länge erreichen sie bei dem Exemplar von Station 70, an dem ich

10—12 mm gemessen habe. Bei den andern kleineren Tieren von Station 25 und 53 überschreiten sie nicht 5 mm. Gegen die Armspitze, die ja dauernd einen embryonalen Charakter trägt, nehmen die Cirren, wie auch die Saugnäpfe an Größe ab, werden undeutlich und machen sich schließlich nur noch als winzige Höcker bemerkbar.

Wenn in der bis jetzt geschilderten äußeren Erscheinung alle Exemplare eine große Übereinstimmung aufwiesen, abgesehen von den etwas größeren Maßen der Cirren und Saugnäpfe des besonders großen Tieres von Station 70, so haben sich doch bei diesem letzteren Tiere am Trichter Verhältnisse ausgebildet, die es zweifelhaft erscheinen lassen können, ob es derselben Art wie die übrigen Exemplare zugehört. Bei den Tieren von Station 53 und 25 wird nämlich der schlanke, dünnwandige Trichter wie gewöhnlich von dem vorderen Mantelrande eng umfaßt, so daß nur eine schmale, hufeisenförmige Mantelöffnung freibleibt. Bei dem Tiere von Station 70 ist die Mantelöffnung fest zugekniffen und der Trichter äußerlich nicht mehr zu sehen. Wie sich beim Öffnen der Mantelhöhle und beim Anschneiden des Trichters herausstellte, war seine Muskulatur stark eingefaltet, Da seine bekleidende Haut sich glatt über die tiefen Falten hinweglegte, und der Trichter auch an seiner Ausmündung die gleiche zarte leuchtend-braune Pigmentierung wie die übrige Mantelhöhle aufwies, so dürfte mit Sicherheit anzunehmen sein, daß er auch im Leben nicht aus der Mantelhöhle hervorgestreckt wird. Daß wir es in diesem Falle nicht mit einer bloßen Abnormität eines Tieres der Art *Cirroteuthis umbellata*, sondern offenbar mit einem Vertreter einer neuen Species zu tun hatten, sollte die vorgenommene Untersuchung der inneren Anatomie ergeben. Sie zeigte eine über individuelle Schwankungen weit hinausgehende Verschiedenheit von der des andern zergliederten Tieres, nämlich des größten von Station 53, dessen Zugehörigkeit zur Species *Cirroteuthis umbellata* zweifelfrei feststand. Wegen der hufeisenförmigen Gestalt des horizontal, also in der Längsrichtung des Tieres gelegenen und später noch genauer zu beschreibenden »Rückenknorpels« ist das Tier, wie übrigens auch *Cirroteuthis umbellata*, dem Genus *Stauroteuthis* zuzurechnen, wenn wir der von Hoyle (1904) gegebenen Systematik folgen. Die kurze Charakteristik des Tieres ist folgende:

Rückenknorpel hufeisenförmig, in der Längsrichtung des Tieres gelegen, freie Enden nach vorn. Flossen breit lanzettlich. Umbrella an der Dorsalseite des Armes etwa in vier Fünftel seiner Länge ansetzend, auf der Ventralseite etwas weniger weit reichend und hier



Textfig. 2.
Ventralansicht von *Stauroteuthis* sp.

mit einer knötchenförmigen Anschwellung versehen. Zwischenseptum fehlend. Trichter aus der Mantelöffnung nicht vorragend. Radula fehlend.

Ich werde es in folgendem einfach als *Stauroteuthis* bezeichnen.

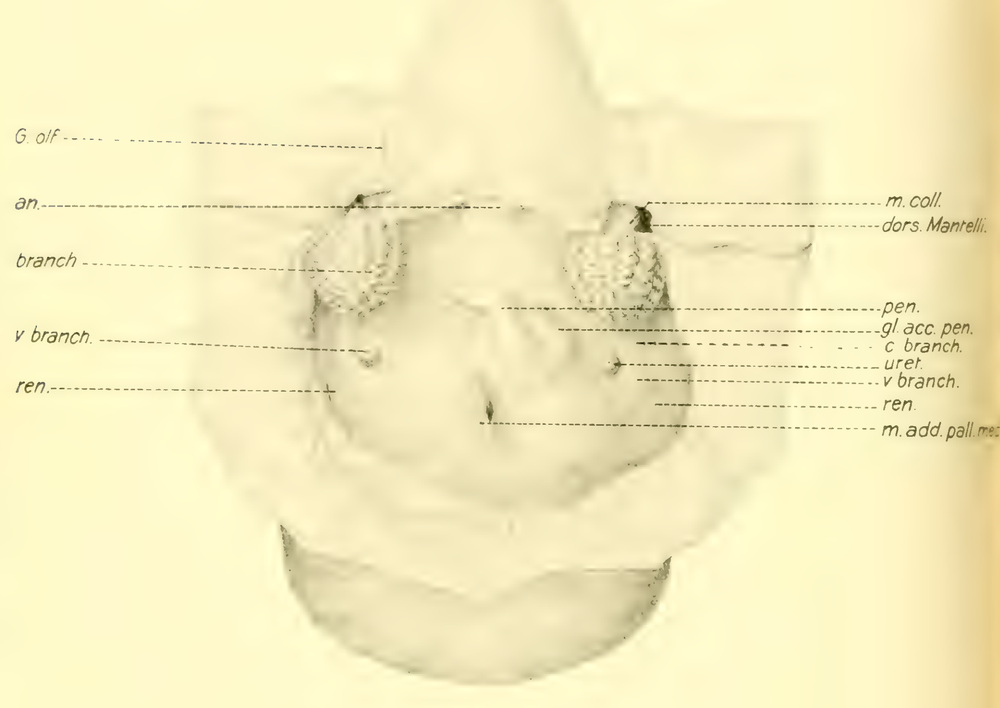
Die Farbe.

Die Farbe der in Formol fixierten und in Alkohol aufbewahrten Tiere ist bei den vier Exemplaren von Station 53 ein zartes Violettblau, das den ganzen Körper, die Flossen und die Außenseite des Armschirmes gleichmäßig bedeckt. Nur am hinteren Körperpole — ich wende immer die sog. physiologische Orientierung an — ist der Farbton gewöhnlich etwas intensiver. Das wohlerhaltene Exemplar von Station 25 ist bedeutend blässer, beinahe weißlich gefärbt. Bei dem großen Tiere von Station 70 endlich war die ursprüngliche Farbe nicht mehr sicher zu erkennen. Sie scheint aber gleichmäßig braun gewesen zu sein. Eine ziegelrote Farbe, wie sie JOUBIN (1900) angibt und auch auf T. I darstellt, habe ich nie beobachtet. Dagegen zeigen alle Exemplare an der Innenseite des Armschirmes das gleiche prächtige, weiche Blauviolett, von dem sich nur die Umgebung des Mundes und die Saugnäpfe durch eine hellere Tönung abheben. Die Cirren zeigen im allgemeinen denselben dunklen blauvioletten Farbton, wie die Innenseite des Armschirmes, oft zeichnen sie sich sogar durch eine etwas dunklere Färbung aus.

Der Pallialkomplex.

Wenn auch der Mantelkomplex eines männlichen Cirroteuthiden schon von REINHARDT und PROSCH (1846), wie von JOUBIN (1900) dargestellt wurde, so dürfte es angezeigt erscheinen, nochmals auf ihn einzugehen. Eröffnet man durch einen Medianschnitt den Mantel von der Bauchseite, so liegt die zarte und halb durchsichtige Bauchdecke fast in ganzer Ausdehnung frei vor, da sie bei *Cirroteuthis umbellata* (Fig. 3) nur durch eine schmale Muskelbrücke, den M. adductor pallii medianus mit der ventralen Mantelpartie in Verbindung steht, und der Trichter wird völlig sichtbar. · Bei *Stauroteuthis* (Fig. 4) dagegen ist die ventrale Muskulatur in ziemlicher Ausdehnung mit dem Eingeweidekomplex fest verbunden, indem sie Teile des Geschlechtsapparates überwächst. Auch zeigte hier die auskleidende Haut im Gegensatz zu *Cirroteuthis umbellata*, wo sie fast farblos erscheint, in ihren vorderen Partien eine zarte herrliche Braunpigmentierung, die sich auch gleichmäßig über den ganzen Trichter erstreckt.

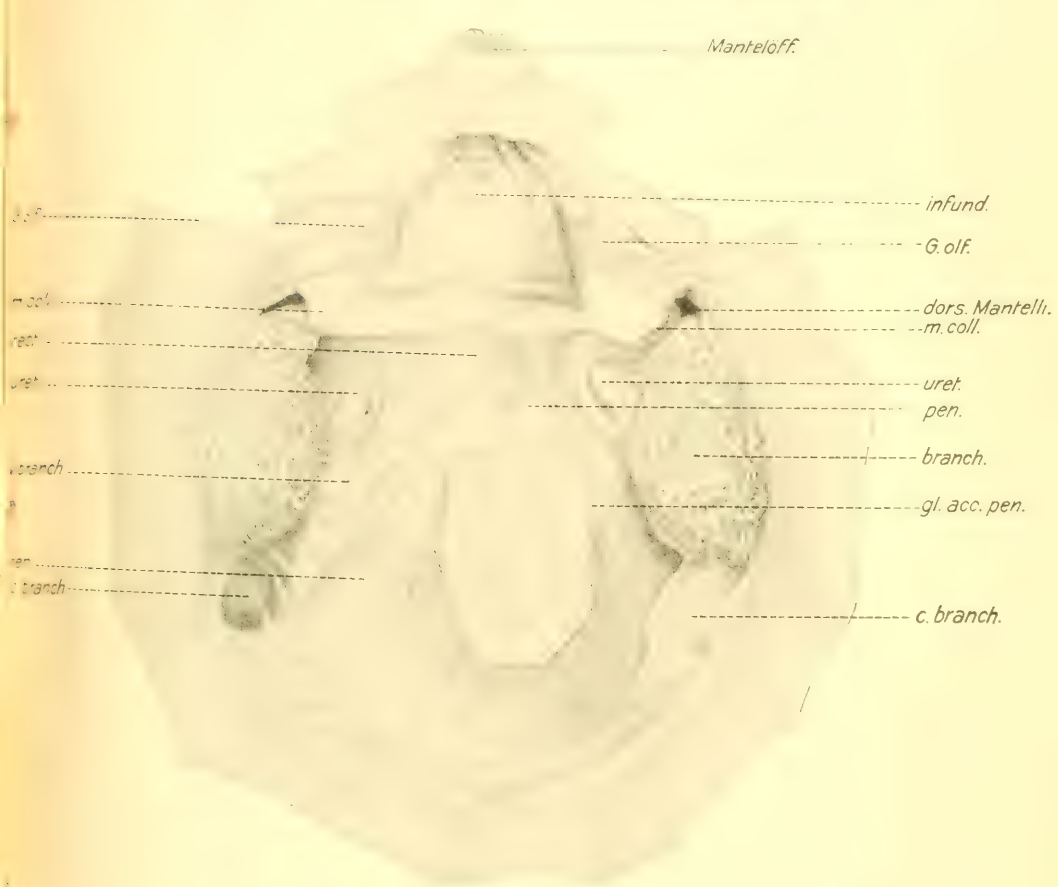
Der Trichter stellt bei *Cirroteuthis umbellata* ein kräftiges, konisch-zugespitztes Muskelrohr dar. Mit seiner verbreiterten Basis ragt er bis an den Eingeweidesack, nämlich an den Vorderrand der gewaltigen Leber, vor und überschneidet unter normalen Verhältnissen mit seiner ventralen Fläche den After, so daß die Excremente nicht erst in die Kiemenhöhle gelangen. An seiner Dorsalseite ist der Trichter



Textfig. 3.
Pallialkomplex von *Cirroteuthis umbellata.*

zur Hälfte mit dem Kopfabschnitt durch Bindegewebe fest verbunden. Muskelzüge aber, welche den Trichteradductoren hätten entsprechen können, waren nicht aufzufinden. Seine Innenfläche, an der wir wie bei allen Octopoden eine Klappe vermissen, ist mit einer Schleimdrüse oder dem Verrillschen Organ ausgestattet. Bei *Stauroteuthis* ist die Trichtermuskulatur, wie schon erwähnt, stark eingefaltet.

An der verbreiterten Basis des Trichters setzt sich beiderseits der M. collaris an. Sein äußeres Blatt ragt mit dem freien Rande in die Mantelhöhle vor und verhütet bei den Formen mit weiter Mantelöffnung während der Schwimmbewegungen einen Rückstau des Atemwassers durch die Mantelöffnung. Bei *Cirroteuthis umbellata* um-



Textfig. 4.
Pallialkomplex von *Stauroteuthis* sp.

schließt der freie Mantelrand so eng den Trichter, daß schon eine schwache Kontraktion der vorderen Partie seiner Ringmuskulatur einen genügenden Verschluß der Mantelöffnung herbeiführt. Die äußeren Collarisblätter sind also fast funktionslos und daher schwach ausgebildet.

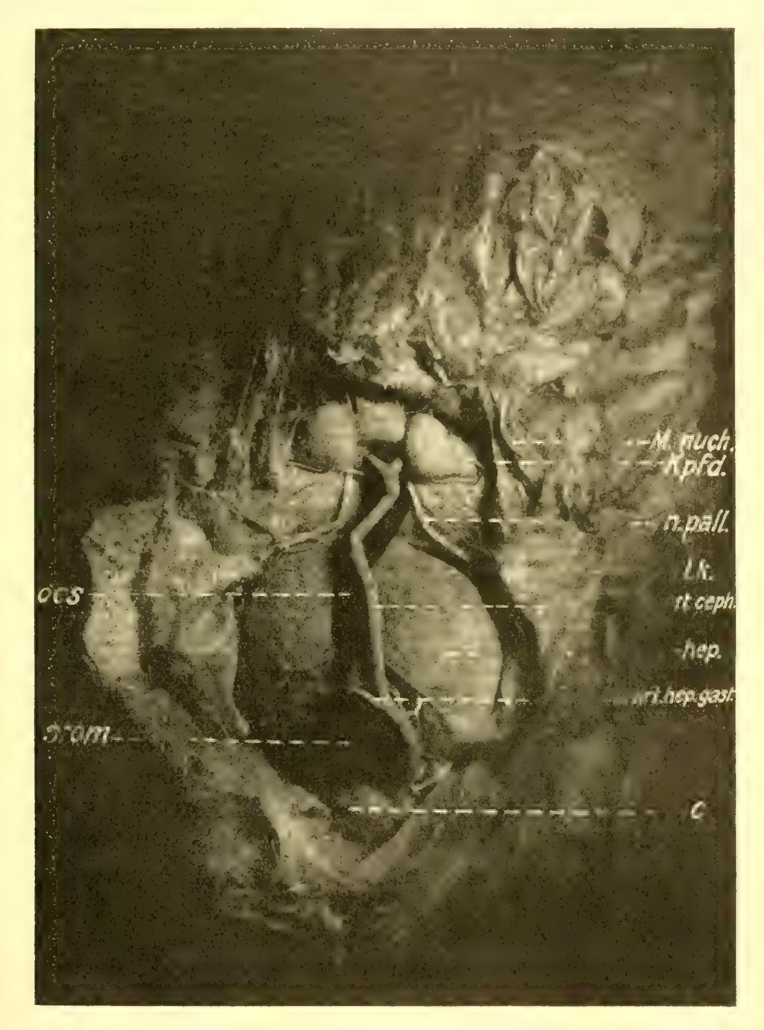
Der Eingeweidesack wird somit vorn vom hintern Trichterrand

begrenzt, hinten schließt ihn der Rückenknorpel ab, der die ganze hintere Partie des Eingeweidekomplexes hufeisenförmig umspannt und den Flossen als Widerlager dient. Am Eingeweidesack fallen zunächst die bei *Cirroteuthis umbellata* kleinen, braun pigmentierten Kiemen auf, die als halbkugelförmige Gebilde ungewöhnlich weit nach vorn bis in die Höhe der Trichterbasis verlegt sind. Diese Verlagerung dicht an den Eingang zur Mantelhöhle mag vielleicht in der engen Mantelöffnung begründet sein, die im Verein mit der wenig muskulösen Ausbildung des Mantels ein kräftiges Durchspülen auch der hinteren Partien der Mantelhöhle mit frischem Atemwasser nicht recht ermöglicht. Das Aussehen der Kieme ist treffend mit der Hälfte einer geöffneten Orange verglichen worden. Die Kiemenmilz wird von den Kiemenblättchen völlig verdeckt. Die hinter den Kiemen, zu Seiten der Leber gelegenen Kiemenherzen schimmern deutlich durch die dünne Bauchdecke hindurch. Bei *Stauroteuthis* sind die Kiemen etwas kräftiger entwickelt, zeigen deutlichere Ähnlichkeit mit denen der übrigen Octopoden und besitzen die gleiche prächtig blauviolette Färbung, wie die Innenseite des Armschirmes. Sie sind nicht so weit nach vorn verlagert wie bei *Cirroteuthis umbellata*. Die Leber liegt innerhalb einer unvollständig geschlossenen muskulösen Kapsel. Sie nimmt fast die ganze vordere Hälfte des Eingeweidesackes in Anspruch, hebt sich jedoch äußerlich nicht ab, da sie ventral noch von den Kiemen, dem Enddarm und Teilen des männlichen Ausführweges überlagert wird.

Vom gesamten Darmtractus, der als einfache Schlinge von der Rückenfläche zur Bauchseite zieht und sich um die Leber herumlegt, ist äußerlich nur der After als zart violett pigmentierte höckerförmige Erhebung sichtbar. Bei *Stauroteuthis* wird auch dieser noch von der ventralen Trichterwandung verdeckt. Die Magen liegen in der Mediane der Hinterfläche der Leber an und sind von ihr nur durch den membranös ausgebildeten Teil ihrer Kapsel getrennt, der als Diaphragma den Körper in eine vordere und hintere Hälfte scheidet.

An die Magen stößt hinten, ebenfalls median gelegen, mit ihrer Vorderfläche die Gonade an. Sie zeichnet sich äußerlich kaum ab. Der männliche Leitungsweg ist in seinem distalen Teile sehr oberflächlich gelegen. Der kurze, stummelförmige Penis macht sich auf der linken Körperhälfte von der Bauchdecke frei und ragt am konservierten Exemplar nach rechts in die Kiemenhöhle vor. Das Paket seiner großen, nur den Cirroteuthiden zukommenden Drüsen ist bei

Stauroteuthis von der ventralen Mantelmuskulatur überwachsen. Bei *Cirroteuthis umbellata* tritt es als biskuitförmige Erhebung auf der linken Seite des Eingeweidesackes deutlich hervor. Durch ihre riesige



Textfig. 5.

Präparat von *Stauroteuthis* sp. dorsal.

Ausbildung, wodurch auch der schwache M. adductor pallii medianus etwas aus der Mediane nach rechts verdrängt wird, rufen die Drüsen eine leichte Asymmetrie des Eingeweidesackes hervor. Sie liegen der Leberkapsel, dem Enddarm samt der Vena cephalica auf. Dem

Drüsenpaket liegen linksseitig, aber nur undeutlich sichtbar, die drei Abschnitte der Vesicula seminalis an, die ebenfalls der Leberkapsel aufliegen und nur von der die Mantelhöhle auskleidenden Haut überdeckt werden. Der übrige Teil der Leitungswege ist von den paarigen Nierensäcken verdeckt.

Diese liegen unmittelbar unter der Haut, verdecken zum Teil Gonade und Magen und dringen mit ihrem vorderen Abschnitt seitlich der Magen, zwischen Leber und Gonade, in die Tiefe. Ihre Ausmündungen erheben sich nach innen von den Kiemenherzen gelegen, als fleischige Papillen. Hinter ihnen sieht man als einzigen Teil des Gefäßsystems die Venae branchiales in nach vorn-innen offenen Bogen zu den Kiemen verlaufen.

Bei genauerem Zusehen kann man ferner an der Mantelöffnung, zu seiten des Trichters je einen kleinen Höcker von gelblichem Schimmer wahrnehmen.

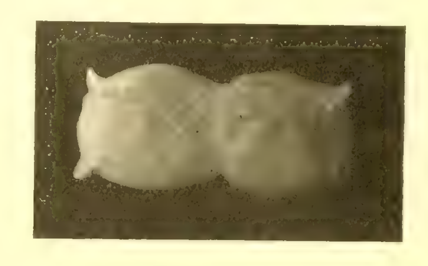
Wir werden in ihnen später die Geruchsorgane erkennen.

Endlich sei noch auf zwei Öffnungen hingewiesen, die vor den Kiemen seitlich von den Flügeln des Kragenmuskels liegen, und welche die Eingänge in die dorsale Mantelhöhle repräsentieren. Letztere wird bei den Octopoden vom M. adductor pallii lateralis, dem M. depressor infundibuli, dem M. collaris, dem Mantel und der Leberkapsel begrenzt. Bei den Cirroteuthiden ist sie, wie aus meinen eigenen Befunden an *Cirroteuthis umbellata* und *Stauroteuthis*, ferner aus den Untersuchungen von Reinhardt und Prosch an *Cirroteuthis Mülleri* und von Meyer an *Opisthoteuthis depressa* hervorgeht, zu einem engen, röhrenförmigen Gang reduziert, der zwischen Leberkapsel und Mantel dorsal über den vorderen Teil der Leber hinwegzieht. Über ihre Lage werden wir uns genauer orientieren können, sobald wir die Rumpfmuskulatur werden kennen gelernt haben.

Der Kopfknorpel und die Flossenstütze.

Der Kopfknorpel der Cephalopoden wird von einer glattwandigen, das Hirn und die statischen Organe bergenden Kapsel und von den seitlich an ihm ansitzenden und ihre Form oft stark beeinflussenden Orbitalknorpeln gebildet. Diese Hirnkapsel kann stellenweise zu dünnen Bindegewebslamellen, durch welche das Gehirn schimmert, ausgezogen sein. Bei *Cirroteuthis* ist sie fast in ganzer Ausdehnung in eine solche Bindegewebslamelle umgebildet; ja selbst diese ist an manchen Stellen nicht mehr nachweisbar.

Eröffnet man die Kopfregion von der Dorsalseite, so stößt man nach Entfernung der Haut und der Muskulatur auf eine dünne durchscheinende Bindegewebshaut, die seitlich an den Orbitalknorpeln ansitzt, vorn in eine ebensolche Bindegewebshaut übergeht — die, wie hier schon vorausgesagt sein mag, aus der reduzierten Armmuskulatur hervorgegangen ist —, nach hinten aber sich verliert. Bei weiterer Präparation ergibt sich, daß das ganze, den Oesophagus eng umfassende Hirn, mitsamt den beiden schön eiförmig geformten Augenganglien, vollkommen frei in einem weiten Hohlraum liegen, der nur von äußerst zarten, spinnwebefeinen Bindegewebsfasern durchzogen wird. Von dem ganzen Knorpelschädel sind nur die beiden, allerdings riesig entwickelten Kapseln für die statischen Organe erhalten (Textfig. 6), die nun dem Hirn und den Opticusganglien als Unterlage dienen, und die einen großen Teil des Kopfes einnehmen. Ihnen sitzen seitlich die becherförmig gestalteten Orbitalknorpel an, die ein weites Foramen aufweisen, durch das die Orbita in die Hirnhöhle sich öffnet, und das allen Augennerven und Augengefäßen zum Durchtritt dient (vgl. auch Textfig. 5).



Textfig. 6.
Statocystenkapsel mit abgeschnittenen Orbitalknorpeln von *Stauroteuthis* sp. Dorsalansicht.

Vom Kopfknorpel weit getrennt ist die Flossenstütze (Textfig. 7 und 8), der Rückenknorpel der früheren Autoren. Sie entspricht nach APPELLÖF (1898) den beiden Chitinstäbchen der Octopoden, die in die Mantelmuskulatur eingelagert sind und den Trichterdepressoren als Ansatz dienen. Die Flossenstütze von *Cirroteuthis umbellata* und von *Stauroteuthis* stellt eine kräftige, hufeisenförmig gestaltete Spange dar, die, völlig in der Mantelmuskulatur verborgen, die gesamte hintere Hälfte



Textfig. 7.
Flossenstütze von *Cirroteuthis umbellata*.

des Eingeweidekomplexes umspannt. Ihre Lage ist unzweideutig horizontal, also mit der Längsrichtung des Tieres übereinstimmend. An der Außenseite beider Schenkel setzen in der ganzen Länge mit etwas verbreiterter Basis die Flossen an.

Wie schon REINHARDT und PROSCH angegeben haben, liegt die Spange, die übrigens von diesen beiden Autoren der Schale der Decapoden für homolog erachtet wird, in einem Sacke, mit dem sie aber in keinerlei organischer Verbindung stehen soll. Auch bei den von mir untersuchten Exemplaren hatte sich der Sack zum größten Teile von dem Corpus der Flossenstütze losgelöst, so daß dieses sich leicht herausnehmen ließ. Die Wände des Sackes sind, wie schon APPELLÖF



Textfig. 8.
Flossenstütze von *Stauroteuthis* sp.

(1898) festgestellt hat, mit einem Epithel ausgekleidet, das als Matrix für das Corpus der Flossenstütze dient. Wir haben also einen echten Schalensack vor uns. Die Matrixzellen und der gewebliche Aufbau des Sackes stimmen mit denen von *Opisthoteuthis* vollkommen überein, so daß ich nur auf MEYERS Beschreibung und Abbildungen zu verweisen brauche. Das Corpus ist von knorpliger Konsistenz, aber wasserklar. APPELLÖF hat durch histologische Untersuchungen zweifelsfrei festgestellt, daß es »nicht knorpliger, sondern chitin- oder conchyolinartiger Natur« ist (S. 7). Ich konnte an Schnitten denselben fein lamellösen Bau mit konzentrischer Schichtung erkennen, den MEYER für *Opisthoteuthis*, in Übereinstimmung mit den Befunden

APPELLÖFS an *Octopus*, beschreibt, jedoch konnte ich eine intensivere Färbung nur an den alleräußersten, also von der Matrix zuletzt abgeschiedenen Schichten feststellen, während sich sonst das Corpus durch ein geringes Tinktionsvermögen auszeichnet. Vereinzelte, sich sehr intensiv färbende Kerne, die sich bei *Octopus* und *Opisthoteuthis* im Innern finden sollen, konnte ich nicht auffinden.

Muskulatur, Flossen und Arme.

Die Mantelmuskulatur der Cephalopoden wird bekanntlich von einzelnen Muskelschichten aufgebaut. Am kräftigsten ist gewöhnlich die Ringmuskellage, deren Fasern parallel dem Mantelrand verlaufen, ausgebildet. Ihr liegt nach innen und außen zu eine bedeutend schwächer entwickelte Lage von Muskelfasern auf, die in der Längsrichtung des Tieres verstreichen. Senkrecht zu beiden Schichten verlaufen die Radiärmuskelfasern, die gewöhnlich als dünne Lamellen in regelmäßigen Abständen die Ringmuskulatur durchsetzen (TIPPMAR 1913). Bei *Cirroteuthis umbellata* wie bei *Stauroteuthis* nun zeigt die Mantelmuskulatur eine eigenartig gallertige Degeneration. Von der Ringmuskulatur sind nur noch zwei dünne Schichten erhalten. Ihr Kern hat sich in ein zartes Gallertgewebe umgewandelt, das am hinteren Körperpole, ähnlich wie nach CHUN (1902) bei *Bolitaena*, eine Dicke von 1 cm erreicht. Bei der Präparation ergibt sich, daß sie durchsetzt wird von feinen Säulchen aus Radiärmuskelfasern. Sie sind also nicht, wie bei den Formen mit derber Muskulatur, zu Lamellen angeordnet. Die äußere und innere Längsmuskulatur bilden ebenfalls ziemlich dünne Lagen.

Von den Körpermuskeln fällt beim Öffnen der Mantelhöhle zunächst nur der M. adductor pallii medianus (Textfig. 3 u. 4 *m. add. pall. med.*) auf, die übrigen Muskeln, namentlich auch die gewöhnlich stark hervortretenden Trichterdepressoren, sind völlig verdeckt und äußerlich unsichtbar. Der M. adductor pallii medianus entspringt von der ventralen Mittellinie der Innenseite des Mantels und zieht bei *Cirroteuthis umbellata* als äußerst schwaches Muskelband von da zur Leberkapsel, auf der seine Fasern, den Enddarm beiderseits umfassend, nach vorn verstreichen und die dorsale Trichterwand erreichen. Bei *Stauroteuthis* überwächst er das Paket der accessorischen Drüsen des Penis in eigentümlicher Weise, so daß hier ein wohlausgebildeter, scharf abgesetzter Muskel gar nicht vorhanden ist. Nach REINHARDT und PROSCH fehlt er bei *Cirroteuthis Mülleri* vollständig.

Dieses Fehlen trägt nach BROCK (1880) »vielleicht ein sehr altes Verhalten zur Schau, welches durch eine sonst in dieser Form nicht wieder bekannte vollständige Verwachsung des oberen (vorderen) Mantelrandes mit dem Kopf, die nur die untere (hintere) Trichteröffnung freigibt, augenscheinlich kompensiert wird«.

Die übrigen Körpermuskeln, die eine Verbindung des Mantels mit dem Trichter und dem Kopfe vermitteln und nach BROCK als Trichterdepressoren und als Retractoren des Kopfes unterschieden werden, sind alle an der Bildung der muskulösen Leberkapsel so stark beteiligt, daß sie in noch höherem Grade, als dies bei den Octopodiden der Fall ist, ihre Selbständigkeit aufgegeben haben, so daß es überhaupt fast unmöglich ist, von einzelnen Muskeln zu reden.

Ein einziges Muskelpaar ist, wenn auch nur in seinen vorderen Teilen noch scharf abgesetzt. Es sind dies zwei Muskeln, die jederseits an den Enden der Flossenstütze entspringen und anfangs innerhalb der Leberkapsel, in der sie als kräftige Muskelzüge wahrzunehmen sind, schräg nach innen-vorn verlaufen, später aber, nachdem sich von ihnen seitlich ein dünner Muskelstreifen abgespaltet hat, sich von der Leberkapsel frei machen und als verhältnismäßig kräftige Muskeln von beinahe rundem Querschnitt dorsal über den Trichter hinweg zur Basis der beiden ventralen Arme ziehen, an denen sie, jeder mit zwei Köpfen, ansetzen (Taf. VIII, Fig. 1 *m.dep.infund.*). Diese beiden Muskeln stellen die einzige ventrale Verbindung des Armkranzes mit dem Rumpfe dar. — Ein genau entsprechendes Muskelpaar hat MEYER bei *Opisthoteuthis* beschrieben, das »an der Flossenstütze inseriert, nach der Mitte zu in die Tiefe geht, und fächerförmig verbreitert mit etwas stärkeren Rändern an der Innenseite des vierten Armpaares ansitzt«. MEYER bezeichnet diese Muskeln als Retractores capitis. Ich halte diese Bezeichnung für verfehlt, und zwar aus folgendem Grunde: der dünne Muskelstreifen, der sich bei *Cirroteuthis* von jedem der beiden in Frage stehenden Muskeln abspaltet, strahlt nämlich innerhalb der Leberkapsel nach vorn fächerförmig aus und verstreicht mit seinen Fasern schließlich in der dorsalen Trichterwand. Es unterliegt somit keinem Zweifel, daß diese dünneren Muskelzüge nichts andres als die unscheinbaren Reste der sonst so kräftigen Trichterdepressoren darstellen. Sie verlaufen also bei *Cirroteuthis umbellata* wie auch bei *Opisthoteuthis* seitlich von den an dem vierten Armpaare inserierenden Muskelstämmen, schließen also diese über die Bauchseite der Leber verlaufenden Muskelstämme zwischen sich ein. Ein derartiger Verlauf der Retractoren des Kopfes ist mir bei keinem

Dibranchiaten bekannt. Vielmehr ziehen diese Muskeln immer über die Seiten- oder die Rückenfläche der Leber hinweg und setzen am Kopfknorpel an. Ich halte es für wahrscheinlicher, daß die zu den ventralen Armen verlaufenden Muskeln nur einen abgespaltenen Teil der Trichterdepressoren darstellen.

Die Mm. retractores capitis aber suche ich vielmehr in den seitlichen und dorsalen Teilen der Leberkapsel, in deren Bildung diese Muskeln bei allen Octopoden völlig aufgehen.

Die muskulöse Leberkapsel ist bei den Octopoden allgemein vollkommen in sich abgeschlossen. Sie wird also bei *Cirroteuthis umbellata* in ihren seitlichen und dorsalen Partien, die vom Mantel nur durch die enge, gangförmige dorsale Mantelhöhle geschieden ist, von den Retractoren des Kopfes, in ihrer ventralen Portion von den Trichterdepressoren gebildet. Die breite Lücke zwischen den beiden letzteren Muskeln wird von einer dünnen Muskelschicht, dem Diaphragma musculare CUVIERS, überspannt, in die einerseits die Trichterdepressoren, anderseits der M. adductor pallii medianus mit ihren Fasern einstrahlen. Nach hinten setzt sich das Diaphragma, indem es bindegewebige Beschaffenheit annimmt, über die Ansatzstellen der Trichterdepressoren, nämlich die Enden des Rückenknorpels, hinaus fort und erreicht hinter der Leber die dorsale Innenseite des Mantels. So werden vordere und hintere Körperhälfte völlig voneinander geschieden. Von der Leberkapsel werden umschlossen die Leber mit dem Pancreas, die hintere Speicheldrüse, der Oesophagus und der vordere Teil der Arteria cephalica, während die Magen, die mit dem membranösen Teil des Diaphragmas fest verwachsen sind, der Mittel- und Enddarm, das Herz und die Kiemenherzen, die Nieren und der gesamte Geschlechtsapparat außerhalb der Leberkapsel gelegen sind. Hierdurch wird bedingt, daß das Diaphragma, und zwar der der Leber hinten anliegende membranöse Teil, vom Oesophagus, den Leberausführgängen, der Arteria cephalica und Ästen der Mesenterialvenen durchbrochen wird. Bei den Octopoden setzt die Leberkapsel vorn in ihrem ganzen Umfange am Kopfknorpel an und reicht mit ihren Fasern bis zu den Ursprüngen der Armmuskulatur. Da nun bei beiden Formen der ganze Schädelknorpel bis auf die beiden Statocystenkapseln geschwunden ist, so erstreckt sich der dorsale Teil der Leberkapsel über die Kopfhöhle hinweg nach vorn, bis zu den Ansatzstellen der Armmuskulatur an den dünnen, häutigen Kanal der Armbasis, auf den bei der Beschreibung der Arme eingegangen werden soll. Diese breite, zwischen den weit auseinander gerückten Augen gelegene mus-

kulöse Kopfdecke, die mit ihren seitlichen Fasern an der Oberseite der Statocystenkapsel bzw. an den Augenknorpeln ansetzt, schließt also die Kopfhöhle dorsal ab. Die seitlichen und ventralen Partien der Leberkapsel aber inserieren an den gesamten seitlichen und unteren Flächen der Statocystenkapseln. Die Leberkapsel ist also nach vorn nicht geschlossen, sondern geht in die Kopfhöhle über. Ein Abschluß ist nur insofern geschaffen, als eine äußerst zarte, bindegewebige Membran die Leber von den Statocystenkapseln und dem Hirn scheidet.

Mit dem Vorderrande des Mantels ist die Leberkapsel nur lose durch einzelne spärliche Muskelbündel verbunden, denn vom Kragenmuskel, der ja bei den Octopoden durch seine Verschmelzung mit der Leberkapsel und dem Mantel eine feste Verbindung dieser Teile herbeiführt, sind nur noch die stark rückgebildeten freien Teile des äußeren Blattes, die seitlich am Trichter ansetzen, nachzuweisen.

Völlig fehlen die MM. adductores pallii laterales, die bekanntlich bei den Octopoden und den Sepioliden eine Verbindung der Leberkapsel mit den seitlichen Partien des Mantels herstellen und den N. pallialis scheidenförmig umhüllen.

Dagegen sind die MM. nuchales, welche unmittelbar unter der vom Mantel auf den Kopf übertretenden Haut von der Außenseite des Mantels zu den dorsalen Armen verstreichen, gut ausgebildet; sie sind nicht nur auf die Dorsalseite des Kopfes beschränkt, sondern erfahren eine Erweiterung durch ein dünnes, in einzelne Muskelbündel aufgelöstes Muskelband, welches jederseits von den Flanken des Mantels unterm Augenbulbus hinweg zur Basis des zweiten Armes zieht. Die dorsale, zwischen den Augen gelegene Muskelgruppe ist wie bei *Opisthoteuthis* in vier Bündel zerlegt. Die beiden mittleren von ihnen setzen an der Innenseite des ersten Armpaares, die beiden seitlichen zwischen den ersten und zweiten Armen an.

Mit den Statocystenkapseln endlich steht der Armkranz jederseits durch einen schwachen Muskel, der an der Basis des dritten Armes inseriert, in Verbindung. Seine beiden Köpfe, mit denen er an den Statocystenkapseln ansetzt, sind auf Taf. VIII, Fig. 1 eingezeichnet.

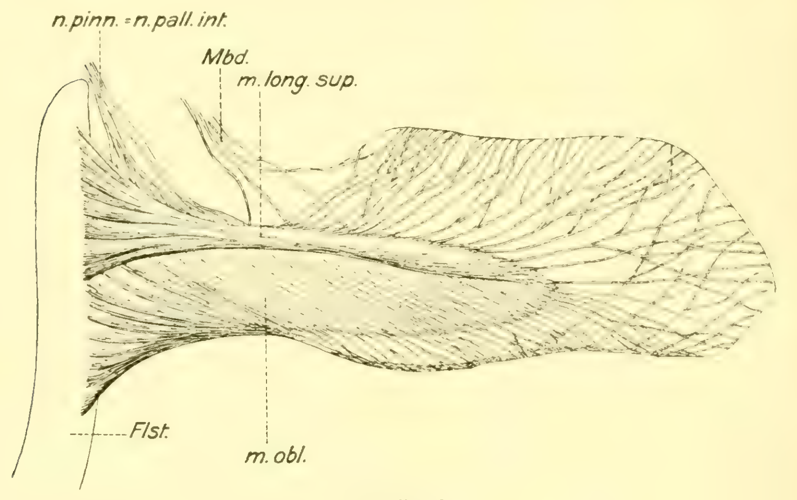
Schließlich wären noch der die Augenöffnung umschließende und bei allen Exemplaren stark kontrahierte M. sphincter oculi samt den von ihm ausstrahlenden zwei Muskelbündeln zu erwähnen. Das vordere dieser Bündel zieht zur Basis des zweiten und dritten Armes, das hintere zum seitlichen Mantelrande.

Die Flossen. Ließ schon die recht schwach entwickelte Mantel- und Trichtermuskulatur auf eine nur geringe Fähigkeit des Tieres zur Ortsbewegung mittels Rückstoß schließen, so stand zu erwarten, daß die beiden Flossen in höherem Maße, als dies bei den Decapoden der Fall ist, sich an der Locomotion beteiligen würden. In der Tat sind sie durch ihre kräftig muskulöse Ausbildung und feste Verankerung an dem Rückenknorpel wohl dazu geeignet. Als Stützgerüst dient der Flosse eine in ihrem Innern gelegene, weißlich gefärbte elastische Membran von 1 mm Dicke, die VERRILL wie REINHARDT und PROSCH als Flossenknorpel bezeichnen. Sie teilt die ganze Flosse in eine, zufolge der Anordnungsweise der Muskulatur vollkommen zu einander symmetrische, obere und untere Hälfte. Gegen den hinteren, namentlich aber den seitlichen und vorderen Rand der Flosse zieht sie sich zu einer äußerst dünnen, durchscheinenden Lamelle aus und bildet so einen Flossensaum. Nur an der Flossenbasis ist dies nicht der Fall. Hier verschmälert sich die Stützmembran sogar etwas, um sich erst unmittelbar vor ihrer Verwachsung mit dem Sack des Rückenknorpels wieder zu verbreitern. Im Leben muß diese Stützmembran eine ganz vortreffliche Elastizität besitzen. Diese hat sich sogar am Alkoholmaterial noch etwas erhalten, obgleich das Gewebe durch die Konservierung offenbar stark verändert worden ist.

Sie besteht keinesfalls aus echtem Knorpel, wie bei den Decapoden, da typische Knorpelzellen völlig fehlen. Auf Schnitten sieht man vielmehr ein weitmaschiges, unregelmäßiges Netzwerk, in dessen meisten Maschen wir einen, selten zwei Kerne finden. Plasmareste sind nur noch spärlich vorhanden. Sie legen sich entweder den Balken des Netzes dicht an oder umgeben den Kern. Nur ganz vereinzelte Maschen fand ich noch gleichmäßig von Plasma erfüllt. Dann zeigte der Kern immer eine annähernd zentrale Lage. Nach diesem Befunde zu urteilen, dürfte die Stützmembran aus einer einheitlichen, vielleicht gallertigen Masse mit großen Kernen bestehen.

Zu innerst finden wir auf der elastischen Membran eine feine Lage Ringmuskulatur. Auf sie folgt auf der Ober- wie Unterseite, in der Längsrichtung der Flosse verstreichend, ein breiter, kräftiger Muskelstamm, dessen Fasern an dem Sacke der Flossenstütze ansitzen. Sie ermöglichen ein kraftvolles Auf- und Abwärtsschlagen der Flosse. Ihre Wirkung wird verstärkt durch zwei darübergelegene Muskeln, die auch beide ihre Fasern vom Rückenknorpel beziehen. Der schwächere von ihnen zieht schräg von vorn nach hinten seit-

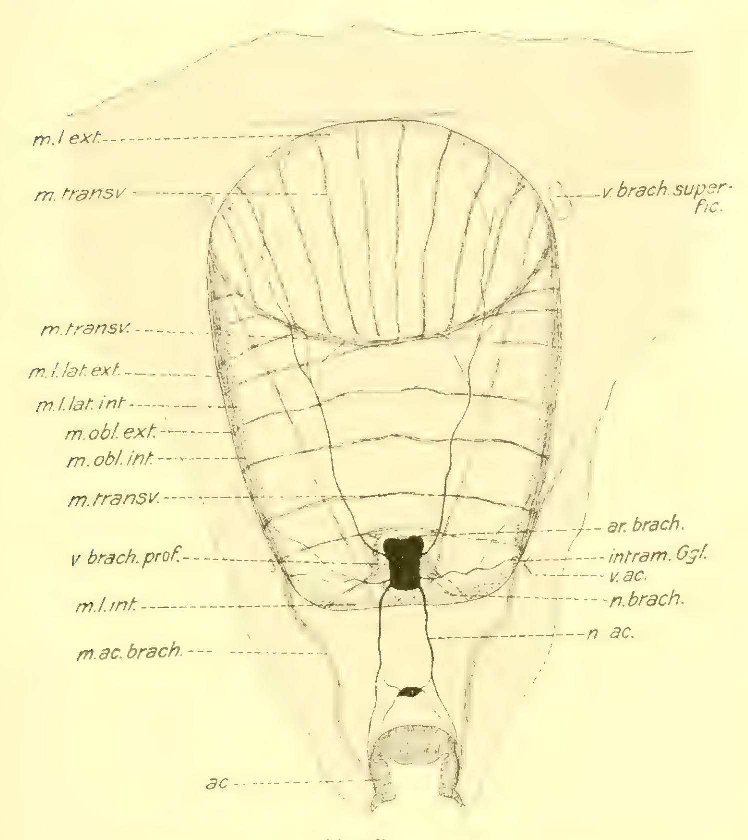
wärts (Textfig. 9, *m.obl.*) und erreicht mit seinen Fasern beinahe den Hinterrand der Flosse. Seine Kontraktion, die naturgemäß mit dem unter ihm gelegenen Längsmuskel immer gleichzeitig erfolgen muß, hat ein Emporheben des hinteren Flossenrandes über das Niveau des vorderen Randes zur Folge. Bei einem Schlage gegen das Wasser ist also die Breitseite der Flosse immer schräg zur Schlagrichtung eingestellt, derart, daß beim Aufwärts- wie Abwärtsschlagen der hintere Flossenrand immer dem vorderen in der Bewegung voraus ist. Es wird also ein Antrieb nach hinten erreicht, der den durch das Auspressen des Atemwassers aus dem Trichter erzeugten Rückstoß nicht



Textfig. 9.
Flossenmuskulatur von *Cirrotheuthis umbellata.*

unwesentlich verstärken dürfte. Diese Fähigkeit wird durch eine, wenn auch sicher nur geringe Beweglichkeit der Flosse von hinten nach vorn erhöht, die der Flosse durch den stärkeren der beiden erwähnten oberflächlichen Muskeln verliehen wird. Dieser Muskel (*m.long.sup.*) verläuft am Vorderrande der verschmälerten Flossenbasis und strahlt zum Teil in den vorderen und seitlichen Flossensaum aus. Ein sehr schwaches Muskelband (*Mbd.*), das von der Körperoberfläche abgeht und in den vorderen Rand der Flosse ausstrahlt, sei nur nebenbei erwähnt. In der kräftigen Ausbildung der Muskulatur und in deren Gliederung in einzelne, scharf umgrenzte Muskeln, ferner in der ausgeprägten dorso-ventralen Symmetrie steht die Flosse der Cirroteuthiden bedeutend über denen der Decapoden.

Die Arme. Am Cephalopodenarm kann man nach GUÉRIN (1908), dem wir eine ausgezeichnete Bearbeitung der komplizierten Muskulatur und der Nerven dieser eigenartigen Bewegungsorgane verdanken, zwischen einer Stammuskulatur, den Saugnäpfen und der diese beiden Teile verbindenden Befestigungsmuskulatur unterscheiden.



Textfig. 10.

Armquerschnitt von *Cirroteuthis umbellata*. Schematisiert.

Die Stammuskulatur der Octopodenarme wird von mehreren regelmäßig angeordneten Muskelzügen, nämlich Längs-, Schräg- und Quermuskelbündeln, aufgebaut. Sie stellt gewöhnlich einen durchaus kompakten, kräftigen Muskelstrang dar, der in seiner Mitte nur einen engen Kanal für den mächtigen Armnerven freiläßt. Nach außen wird die Stammuskulatur von einer derben Bindegewebshaut allseitig umschlossen. Bei den von mir untersuchten Formen nun

sind die einzelnen Muskelstämme ungemein schwach entwickelt, namentlich bei der sonst so kräftig ausgebildeten Längsmuskulatur, von der nur noch die peripheren Partien erhalten sind, fällt dieser Schwund besonders auf. So ist es zur Ausbildung eines weitlumigen, aus einzelnen Muskelstämmen zusammengesetzten Muskelschlauches gekommen, dessen Hohlraum von einem sich über die ganze Länge des Armes erstreckenden Längsseptum und von zahlreichen Quersepten durchsetzt wird.

Immerhin am kräftigsten sind naturgemäß noch die Längsmuskelstämme ausgebildet, von denen wir vier, einen äußeren, einen inneren und zwei Paar seitliche vorfinden. Der äußere, also an der den Saugnäpfen gegenüberliegenden Seite verlaufende, zeigt bei den Octopoden einen etwa elliptischen Querschnitt. Der Verlauf seiner inneren Begrenzung bei den Octopoden dürfte bei beiden von mir untersuchten Formen etwa durch das quer ausgespannte Längsseptum gegeben sein, so daß demnach der ganze obere, durch das Längsseptum vom unteren abgegrenzte Raum einfach durch die hochgradige Rückbildung des äußeren Längsmuskelstammes bedingt sein würde, der untere aber dem Nervenkanal der übrigen Cephalopodenarme entspräche. Der äußere Längsmuskelstamm wird, wie übrigens alle andern auch, durch die später noch zu beschreibenden Quermuskelbündel in einzelne Züge zerlegt.

Der innere, zwischen dem nervösen Achsenstrang und den Saugnäpfen verstreichende Längsmuskelstrang steht an Stärke dem äußeren etwas nach. Seitlich wird er immer durch eine deutliche Rinne abgegrenzt, auf die ich besonders aufmerksam machen möchte, da in ihr ein Nervenstrang verläuft. Auch dieser Muskelstamm ist durch Quermuskelbündel in einzelne Züge zerlegt, jedoch sind deren nur drei, ein mittlerer, zwischen den Saugnapfnerven verstreichender, und je ein seitlicher deutlich sichtbar. Sie gehen an der Armbasis eine ähnlich eigentümliche Verflechtung wie bei *Opisthoteuthis* untereinander ein. Die beiden seitlichen Züge weichen an ihrer Basis etwas auseinander und biegen schließlich seitwärts um. Dabei legen sich die einander zugewendeten Stämme benachbarter Arme übereinander und bilden so einen kräftigen Muskelring, dem auch der mittlere Längsmuskelzug seine Fasern beigesellt (Taf. VIII, Fig 1).

Auch das innere Paar der seitlichen Längsmuskelstämme beteiligt sich mit einem Teile seiner Fasern an der Bildung dieses Muskelringes. Von ihnen wird nämlich an der Armbasis durch die Com-

missura interbrachialis eine untere Partie abgetrennt, die dann nach innen umbiegt und ihre Fasern in den Muskelring einstreichen läßt. Ob freilich auch das äußere Paar der seitlichen Längsmuskelstämme sich an dieser Verflechtung beteiligt, konnte ich nicht feststellen.

Von den Schrägmuskelbündeln sind bei beiden Formen nur noch zwei Paare vorhanden. Das dritte, welches dem innersten der Octopoden entspricht, ist hier völlig geschwunden. Sie sind in symmetrischer Anordnung in den Seitenwänden der Stammmuskulatur gelegen, das äußere Bündel unter der derben Bindegewebshaut, das innere zwischen den beiden seitlichen Längsmuskelstämmen. Ihre Fasern verlaufen von innen hinten nach außen vorn, bzw. umgekehrt von innen vorn nach außen hinten. Als Ansatz dient in beiden Fällen die feste äußere Bindegewebshaut der Stammuskulatur.

Die Quermuskulatur endlich ist bei beiden Formen an zarte, senkrecht zur Armachse stehende bindegewebige Quersepten gebunden, die an der Scheide des Armnerven entspringen. Infolge ihrer, namentlich bei *Stauroteuthis* außerordentlichen Zartheit reißen sie bei unvorsichtiger Präparation leicht ein und können dann übersehen werden. Die kräftigsten in ihnen verlaufenden Quermuskelzüge sind jene, welche das Längsseptum des Armes aufbauen. Wie auch aus Fig. 10 hervorgeht, setzen sie mit den Fasern der inneren Schrägmuskellage gemeinsam an der derben Bindegewebshaut der Stammmuskulatur an und durchziehen dann das Armrohr quer in nach innen ausgesacktem Bogen. Sie strahlen, von außen her kommend, in die ebenfalls an der Bindegewebshaut entspringenden Muskelzüge ein, welche den äußeren Längsmuskelstamm in einzelne Bündel zerlegen. Sie erreichen also die Scheide des Armnerven, wie dies bei den Octopoden der Fall ist, nicht mehr. An dieser Scheide setzen nur sehr spärliche, von der Innenseite, wie von der Außenseite des Armes kommende Quermuskelbündel an. Die meisten aber der zwischen den Seitenwandungen ausgespannten Quermuskelbündel ziehen frei über den Armnerv hinweg, durchsetzen die seitliche Längs- und Schrägmuskulatur und setzen an der derben Bindegewebshaut an.

Wir haben den anatomischen Aufbau der Stammuskulatur der Arme in großen Zügen kennen gelernt. Es soll nun gezeigt werden, wie sich diese Muskelstränge an der Armbasis gegenseitig verfestigen. Im allgemeinen finden wir bei den Cephalopoden die Muskulatur der Armbasis ungemein kräftig und derb entwickelt. Bei *Cirroteuthis*

aber wie bei *Stauroteuthis* ist diese Muskelpartie stark reduziert, und es haben sich durch diesen Schwund höchst eigenartige Verhältnisse herausgebildet, wie sie mir nur in ähnlicher, aber nicht ganz gleicher Art bei *Opisthoteuthis* bekannt sind. An Stelle der derben Muskulatur finden wir nämlich nur einen breiten, geräumigen, vollständig in sich geschlossenen Ringkanal, der den Schlundkopf umkreist und dessen Längsflächen fast völlig bedeckt. Seine Wandung wird von einer resistenten Bindegewebsmembran gebildet. Ein äußerst zartes, weitmaschiges Bindegewebsnetz, wie es auch in dem Lumen des Armmuskelschlauches sich zwischen den zahlreichen Quersepten vorfindet, füllt sein Inneres aus. An der Wandung dieses Ringkanals nun inseriert, so wenig er auch für eine feste Verankerung des Armkranzes geeignet erscheint, der bei weitem größte Teil der Längsmuskulatur der Arme. Nur die sich zu dem Muskelring verflechtenden Stämme sind davon ausgenommen. Da aber dieser Muskelring hinten in eine Membran ausläuft, welche in ganzem Umkreise an der Wandung des Ringkanals ansetzt, sind auch diese Muskelstämme letzten Endes an dem so wenig widerstandsfähigem Gebilde verankert. Über die Befestigung mit dem Rumpfe ist schon bei Besprechung der Körpermuskulatur gehandelt worden.

Die Saugnäpfe. Die kleinen, einreihig angeordneten Saugnäpfe sind tief in das subcutane Bindegewebe eingesenkt und ragen kaum mit dem Napfrande hervor, der ihre Mündung umkreist. In ihrer äußeren Erscheinung gleichen sie in hohem Maße denen von *Opisthoteuthis*, wenngleich sie in ihrem Aufbau dem Typus der Saugnäpfe von *Octopus* etwas näher kommen als jene, insofern als bei den von mir untersuchten Formen die Randscheibe im Verhältnis zur Größe der Saugnapfkammer besser und namentlich gut muskulös entwickelt ist. Bei *Opisthoteuthis* trägt sie ja keinen muskulösen Charakter mehr. Diese Verhältnisse sind deutlich auf einem medianen Längsschnitt zu ersehen (Textfig. 10). In ihrem Aufbau zeigen sie dieselben Verhältnisse, wie sie Guérin für *Octopus* beschreibt.

Die Befestigungsmuskulatur des Saugnapfes am Arme bildet in ihrer Gesamtheit einen Kegelmantel, der ein dickes Polster von Bindegewebe umschließt, in dem die zahlreichen Armnerven verlaufen. Diese Muskulatur läßt ihrerseits wieder eine Anordnung ihrer Fasern, welche von der Wandung der Saugnapfkammer in der Peripherie der Napfmündung entspringen, zu einzelnen konisch zugespitzten Bündeln erkennen, auf deren Anordnung aber nicht eingegangen werden soll.

Sie werden außen gemeinsam von einer dünnen Lage Ringmuskulatur umschlossen, die vielleicht geeignet ist, durch ihre Kontraktion den Saugnapf vorzustrecken.

Die einzelnen Saugnäpfe stehen untereinander durch eine schwache Muskelbrücke in Verbindung, die mit der Befestigungsmuskulatur gemeinsam ansetzt und dicht unter der Haut zum benachbarten Saugnapf verläuft. Sie dient offenbar dazu, die Saugnäpfe einander zu nähern und ein Einreißen des Bindegewebes zwischen ihnen zu verhindern. Diese Muskelzüge sind in gleicher Weise auch bei *Opisthoteuthis* ausgebildet, während sie weder NIEMEC (1885), noch GUÉRIN (1908) bei den Octopoden erwähnen.

Die Cirren. Die bei *Stauroteuthis* außerordentlich langen, peitschenförmigen Cirren zeigen bei beiden von mir untersuchten Formen in ihrem Aufbau die gleichen von MEYER für *Opisthoteuthis* geschilderten Verhältnisse, so daß ich auf die Anatomie dieser eigenartigen Sinnesorgane nicht einzugehen brauche.

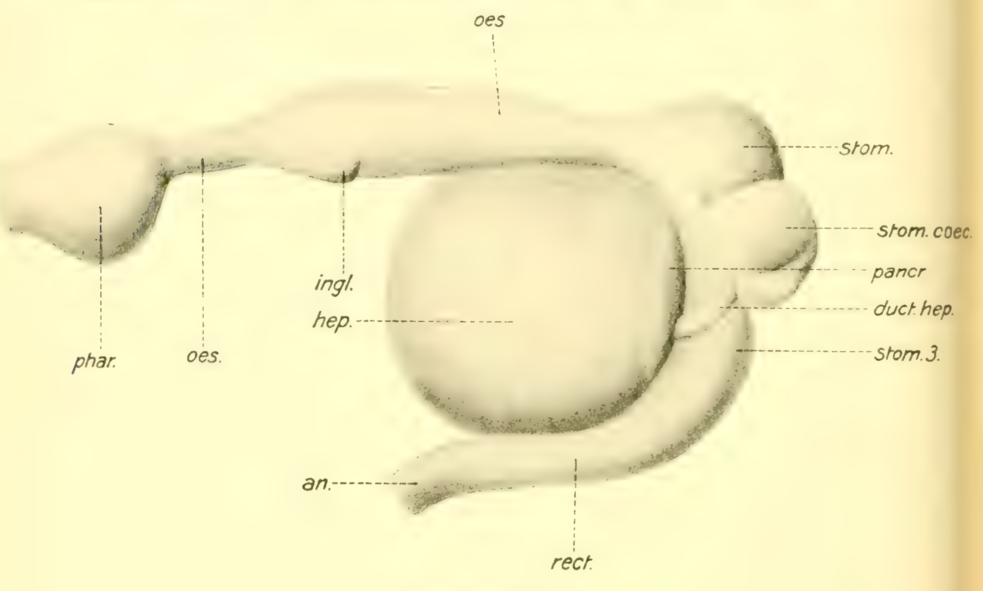
Die Umbrella endlich wurde in ihrer äußeren Erscheinung schon eingangs charakterisiert. Ihr Aufbau aus Längs- und Quermuskelbündeln, die in mächtig entwickeltes, braunpigmentiertes Bindegewebe eingelagert sind, stimmt prinzipiell mit dem von GUÉRIN für die Octopoden beschriebenen überein.

Der Darmkanal mit seinen Anhängen.

Das Darmrohr der Dibranchiaten stellt eine von der Rückenseite zur Bauchfläche verlaufende Schleife dar, an deren hinterem Pole die beiden Magen aufgehängt sind. Wir werden sehen, daß der Darmkanal von *Cirroteuthis umbellata*, wie von *Stauroteuthis* den einfachsten Fall jener Schleife repräsentiert, insofern als er sich einfach um die gewaltigste seiner Anhangsdrüsen, die Leber, herumlegt (Textfig. 11). Solcher Anhangsdrüsen werden bei den Cephalopoden allgemein die unpaare Unterkieferdrüse, ein Paar (vorderer) Speicheldrüsen, die Leber und die paarigen Giftdrüsen (sog. hintere Speicheldrüsen) unterschieden. Bei den Dibranchiaten mündet ferner noch in den Enddarm der Ausführgang des Tintenbeutels, einer vergrößerten Afterdrüse, ein. Wie schon bekannt, fehlt dieses Drüsenorgan den Cirroteuthiden vollständig. Aber auch für die übrigen Anhangsdrüsen hat sich nach meinen Untersuchungen ein in manchen Punkten vom Normalen abweichendes Verhalten herausgestellt (Textfig. 11, 12, 13; Taf. VIII, Fig. 2, 3).

Der Schlundkopf. Schon bei der äußeren Betrachtung der

Innenfläche des Armschirmes fallen die beiden in seinem Zentrum gelegenen kreisförmigen Mundlippen auf. Die äußere Lippe ist schwächer entwickelt als die innere (*lab.*), welche dick und etwas gefurcht ist und sich den hornigen Kiefern unmittelbar auflegt. An der den Kiefern zugewendeten Fläche ist sie mit Drüsenzellen besetzt, die sich bei *Staurotheuthis* an der hinteren Umschlagsstelle der Lippe zu einem kompakten Drüsenpolster verdichten, das somit ringförmig den Pharynx umgibt. Auf dem Vorderrande der Lippe hingegen erheben sich kleine, papillenartige Höcker, die ihr ein beinahe warziges Aussehen verleihen. Ihre Muskulatur besteht aus einem breiten Ring-



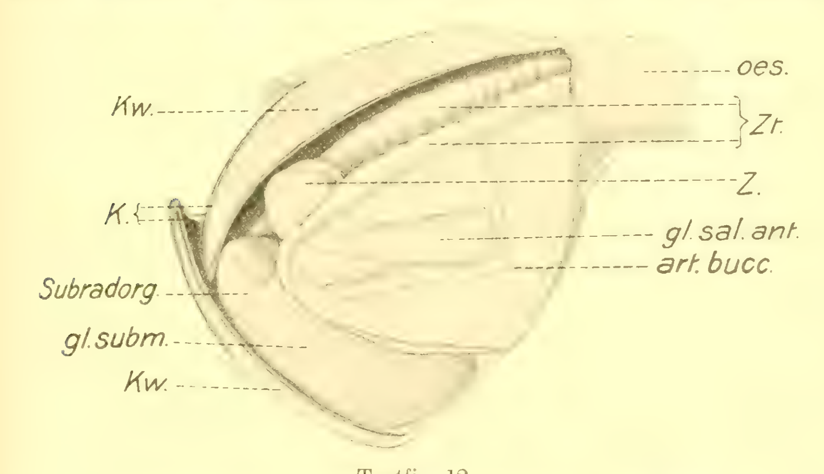
Textfig. 11.
Darmtractus von *Cirroteuthis umbellata*.

muskelband, an Längsmuskulatur finden sich nur einige schwache Muskelbündel, die von der Lippe nach hinten über den Schlundkopf hinweglaufen und an die Armbasis herantreten.

Der Schlundkopf selbst zeigt die für den Pharynx aller Cephalopoden typische ovale Form. Wie wir oben gesehen haben, wird er von dem membranösen Ringkanal der Armbasis umspannt, an dem er auch durch mehrere Muskelbänder, die namentlich auf der Dorsalseite gut entwickelt sind, befestigt ist. Eine weitere Befestigung wird erzielt durch eine ihm hinten aufliegende Muskelplatte, die über den Schlundkopf hinweg nach vorn acht unter den Armnerven ver-

laufende Zungen (Fig. 12) entsendet, welche alle mit ihren Fasern an dem durch die Verflechtung der Armmuskulatur hervorgegangenen Muskelring ansetzen und offenbar sehr geeignet sind, den Pharynx zum Erfassen der Beute mit den kräftigen Kiefern etwas nach vorn zu bewegen. Am Schlundkopf lassen sich folgende Teile unterscheiden: die Kiefer mit ihrer Bewegungsmuskulatur, der Zungenapparat mit der Radula und das Subradularorgan. Hierzu gesellen sich noch die Unterkieferdrüse und die Buccaldrüsen, ferner, da sie vom Pharynx aus angelegt wird, die Giftdrüse.

Die kräftigen, dunkelbraun gefärbten Kiefer (*k*), die zusammen einem umgekehrten Papageischnabel gleichen, sind für *Cirroteuthis*



Textfig. 12.

Präparat des Schlundkopfes von *Cirroteuthis umbellata*. Linke Seite.

Mülleri von Reinhardt und Prosch abgebildet und etwa folgendermaßen beschrieben worden: »In ihrer Form schließen sie sich engstens den Octopoden an, nur sei hervorgehoben, daß die Flügel des Oberkiefers verhältnismäßig stärker sind, und daß beide Kiefer hinten gerade abgeschnitten sind, während bei den Octopoden der hintere Rand des Oberkiefers in eine Spitze ausläuft, der des Unterkiefers hingegen V-förmig eingeschnitten ist.« Diese Beschreibung trifft auch für *Cirroteuthis umbellata*, wie für *Stauroteuthis* zu. Bewegt werden die Kiefer durch kräftig ausgebildete Muskeln, die sog. Kieferwülste (*Kw*), die mit ihren vorderen Teilen an den Kiefern ansetzen und in ihnen wie in Scheiden stecken, nach hinten aber zu einer einheitlichen basalen Muskelmasse verschmelzen. Auf dieser erheben sich beiderseits, innen den Kiefern anliegend, die Zungentaschen (*Zt*), zwei

dicke Muskelplatten, die, wie ihr Name schon andeutet, die Zunge und zum geringen Teil auch das Subradularorgan zwischen sich einschließen.

Unter der Zunge (*Z*) verstehe ich mit Heinrich (1904) nur den in die Mundhöhle vorragenden Muskelwulst, der die Radula trägt. Sie stellt sich bei *Cirroteuthis umbellata* als kleiner, runder Knopf dar, dessen Muskulatur eine Sonderung in einzelne Stütz- und Bewegungsmuskeln nicht erkennen läßt. Die Radula zeigt bei den Cephalopoden im allgemeinen eine typische Ausbildung. Nur für die Cirroteuthiden wurde ihr Fehlen als charakteristisch angesehen. Lütken (1882) stellte diese Formen daraufhin als *Lioglossae* den *Trachyglossae* gegenüber. Auch Naef (1912) hält in seinen »Familien der Octopoden« die Hoylesche Gliederung der Octopoden in die Unterordnung *Lioglossae* als »Octopoden mit rückgebildeter Radula« und Trachyglossae als »Octopoden mit wohl ausgeprägter Radula« noch aufrecht. Bei *Stauroteuthis* nun fehlt eine Radula, und mit ihr die ganze Zunge, vollständig. *Cirroteuthis umbellata* hingegen zeigt noch einen, wenn auch stark rückgebildeten und offenbar völlig funktionslosen Rest der Reibplatte. Es waren nur noch drei Längsreihen winziger, höchst einfach gebauter Zähnchen vorhanden. Wir haben aber neuerdings einen Cirroteuthiden, *Cirroteuthis macrope* Berry, kennen gelernt, der eine wohlausgebildete Radula mit allen sieben Zahnreihen besitzen soll (Berry 1911). Es steht zu erwarten, daß wir bei fortschreitender Erforschung der Anatomie der Cirroteuthiden noch mehrere Vertreter dieser eigenartigen Familie kennen lernen werden, welche eine wohlausgebildete Radula aufweisen. Wir kommen also zu dem Ergebnis, daß die Radula erst innerhalb der Familie der Cirroteuthiden rückgebildet wird. Es ist daher zu erwägen, ob nicht statt der üblichen Gliederung der Octopoden in »*Trachyglossae*« und »*Lioglossae*« besser die sich mit ihr völlig deckende von Reinhardt und Prosch aufgestellte Einteilung in *Pteroti* und *Apteri* anzuwenden ist.

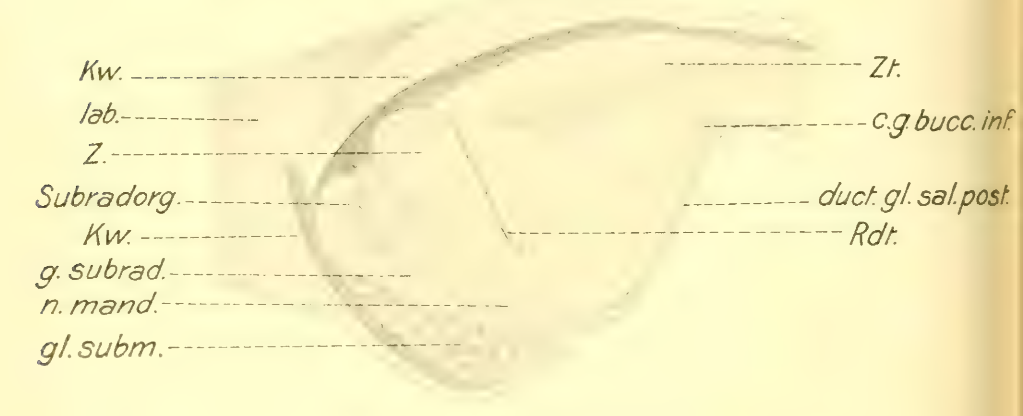
Vor der Zunge, von ihr nur durch eine sich einsenkende Nische getrennt, erhebt sich ein zweiter muskulöser Zapfen, der von Joubin noch als Zunge aufgefaßt, seit Pelseneer aber als Subradularorgan (Subradorg.) bezeichnet wird. Wie wir bei der Beschreibung des Nervensystems sehen werden, sind in seine Muskulatur die beiden Ganglia subradularia eingelagert, von denen zahlreiche Nerven an seine mit kleinen Papillen ausgestattete Oberfläche herantreten.

Die ganze vordere, dem Oberkiefer zugekehrte Fläche des Subradularorganes wird von einem dicken Polster aus langen Drüsenschläuchen bedeckt, die alle getrennt in die Mundhöhle einmünden. Es ist dies die allen Dibranchiaten zukommende Unterkieferdrüse oder Glandula submaxillaris (*gl.subm.*), von deren Secret man weder Beschaffenheit noch Bedeutung kennt.

Das Subradularorgan steht außerdem noch in enger Beziehung zu den, bei den Octopoden gewöhnlich paarig ausgebildeten sog. hinteren Speicheldrüsen, insofern diese von hier aus angelegt werden und ihr gemeinschaftlicher Ausführgang dieses Organ in seiner ganzen Länge durchzieht und auf ihm ausmündet. Bei *Cirroteuthis umbellata* ist diese Drüse (Taf. VIII, Fig. 1, 3 *gl.sal.post.*) nur noch unpaar ausgebildet. Sie verrät nur noch durch die paarige Ausbildung der in ihrem Inneren gelegenen Sammelkanäle ihren doppelten Ursprung. Bei *Stauroteuthis* wie bei *Opisthoteuthis* fehlt sie gänzlich. Die Drüse ist weit vom Schlundkopf abgerückt und liegt dicht hinter dem Gehirn ventral dem Oesophagus an, innerhalb eines kleinen venösen Sinus. Ihr Ausführgang zieht an der Unterseite des Oesophagus durch den nervösen Schlundring nach vorn und dringt an der Unterseite des Schlundkopfes in dessen Muskelmasse ein. Nach den Untersuchungen LO BIANCOS sind die hinteren Speicheldrüsen starke Giftdrüsen, deren Secret zur Lähmung, bzw. zur Tötung der Beutetiere dient. Bei den Cirroteuthiden scheinen sie nur noch geringe oder gar keine Bedeutung mehr zu haben, da sie innerhalb der Familie einen Rückbildungsprozeß durchmacht, der mit dem Schwund der Radula Hand in Hand geht und der darauf deutet, daß als Nahrung nur noch kleinere, leicht zu überwältigende Organismen dienen.

Die vorderen Speicheldrüsen oder Buccaldrüsen (Textfig. 12 *gl.sal. ant.*) liegen bei den Octopoden dem Schlundkopf symmetrisch zu beiden Seiten als breite, bräunlich bis grünlich gefärbte Lappen an und sind mit ihm nur durch einen Ausführgang verwachsen. *Stauroteuthis* zeigt dieselben Verhältnisse. Bei *Cirroteuthis umbellata* konnte ich außen am Schlundkopf keine Drüsen entdecken. Dagegen fand ich in die Muskulatur der Zungentasche jederseits eine kompakte, langausgezogene Drüse eingebettet, die sich mit sehr kurzem Ausführgang zu beiden Seiten der Zunge in die Mundhöhle öffnet. Zwar ist noch bei keinem Octopoden ein derartig intrabulbär gelegenes Drüsenpaar bekannt, doch finden sich bei den Sepiiden und Sepioliden die vorderen Speicheldrüsen in eben dieser Lage und münden an derselben Stelle (WÜLKER 1910). Die Loliginiden und die Oegopsiden spielen

insofern eine vermittelnde Rolle, als ihre Buccaldrüsen in einen intrabulbären und einen extrabulbären Teil geschieden sind, die nur durch eine schmale Brücke miteinander in Verbindung stehen. In Anbetracht dieser Verhältnisse stehe ich nicht an, die eben beschriebenen Drüsen von *Cirroteuthis umbellata* mit den Buccaldrüsen zu homologisieren. Da das von mir untersuchte Exemplar geschlechtsreif war, die Drüsen also nicht auf einem embryonalen Stadium sich befinden können, bleibt also die Tatsache bestehen, daß *Cirroteuthis umbellata* als einziger Octopode intrabulbär gelegene Buccaldrüsen besitzt. Aus der Beschreibung von Reinhardt und Prosch ist die Lage der Buccaldrüsen von *Cirroteuthis Mülleri* nicht recht ersichtlich. Bei *Opisthoteuthis* fehlen sie nach Meyer (S. 203) vollständig.



Textfig. 13.

Schlundkopf von *Cirroteuthis umbellata*. Bis zur Medianebene aufpräpariert.

Die Mundhöhle ist von einem hohen, mit derber Cuticula bedeckten Epithel ausgekleidet, das sich auch auf den Oesophagus hinüberschlägt. Nur die beiden Zungentaschen von *Cirroteuthis umbellata* machen hiervon an ihrer äußeren, den Seitenwänden des Unterkiefers zugekehrten Seite eine recht bermerkenswerte Ausnahme. Hier verlieren die Zellen ihre starke Cuticula und bilden ein Drüsenepithel, das sich reichlich und tief zu Schläuchen einfaltet, so daß ein dickes, kompaktes Drüsenpolster entsteht, das über zwei Drittel der Außenflächen der Zungentaschen bedeckt und an Masse die Buccaldrüsen übertrifft. Meines Wissens ist ein derartiges Drüsenpaar in der gesamten Cephalopodenliteratur noch nicht beschrieben worden. Bei *Stauroteuthis* fand sich keine Spur von Drüsengewebe an jenen Stellen.

Der Oesophagus. Die Speiseröhre (Textfig. 11 *oes.*) ist, wie auch der Schlundkopf, von einer derben Lage prächtig purpurnen Bindegewebes umhüllt, in das die zuführenden und ableitenden Blutgefäße, wie auch der Plexus der sympathischen Nerven eingebettet sind. Nachdem er das Gehirn durchsetzt hat, durchbricht er die dünne bindegewebige Membran, welche der Leberkapsel vorn als Abschluß dient, und zieht, spindelförmig anschwellend, in der Medianebene dorsal über die Leber hinweg, ohne auch nur eine seichte Rinne auf diesem gewaltigen Drüsenorgan hervorzurufen. Nun verjüngt sich die Speiseröhre wieder, tritt, indem sie das membranöse Diaphragma durchbohrt, aus dem Innern der Leberkapsel hervor, und mündet in den kräftigen Muskelmagen ein. Die kropfartige Erweiterung, wie sie den Octopoden fast allgemein zukommt, scheint bei *Cirroteuthis umbellata* auf den ersten Blick zu fehlen. Erst bei sorgfältiger Wegnahme des umhüllenden pigmentierten Bindegewebes nimmt man in der über dem Vorderrande der Leber gelegenen Partie des Oesophagus eine sanfte, hinten scharf abgesetzte Aussackung (Textfig. 11 *ingl.*) seiner Ventralfläche wahr. Ihre Homologie mit dem Kropfe der Octopoden ist unzweifelhaft. Bei *Stauroteuthis* fehlt sie, wie auch bei *Cirroteuthis Mülleri* und bei *Opistotheuthis* vollkommen.

Die Wandung des Oesophagus ist innen aus zahlreichen Längsmuskelfasern, außen aus Ringmuskelzügen aufgebaut. Ihn durchziehen in seiner ganzen Länge mehrere Längsfalten, die von Bindegewebssträngen gestützt werden. Die Innenfläche ist mit würfelförmigen Epithelzellen ausgekleidet, die eine Cuticula abgeschieden haben.

Die Magen. Am Muskelmagen (Textfig. 11 *stom.*) sind, zufolge seiner Aufgabe, die aufgenommene Nahrung zu zerschroten, die muskulösen Wandungen und die auskleidende Cuticula entsprechend stärker ausgebildet. Er sitzt dem Darmrohr rechtsseitig an, zeigt eine sackförmige Gestalt und ist ebenfalls kräftig purpurn pigmentiert.

Ihm legt sich ventral der Nebenmagen oder Drüsenmagen (Textfig. 11 *stom.coec.*) an, der sich ebenfalls rechtsseitig in den Mitteldarm öffnet. Dieser Magen stellt einen kurzen, blindgeschlossenen Schlauch vor. Er ist nach vorn hakenförmig umgebogen und läßt, da er nicht pigmentiert ist, durch seine dünne Wandung, namentlich an seiner konvexen Außenfläche, eine Anzahl sichelförmiger Falten, sog. Spiralfalten, undeutlich hindurchschimmern. Diese halbmondförmigen Falten ragen, parallel zu einander in zwei Reihen angeordnet, frei in das Lumen des Magens vor, nur einen schmalen Raum freilassend.

Den Drüsenmagen fand ich an beiden Tieren leer vor, während die Muskelmagen und bei *Cirroteuthis umbellata* auch der Oesophagus mit kleinen Krustern vollgefüllt waren. Diese waren nur schwach beschädigt, da die Radula funktionsunfähig, die Kiefer aber zum Kauen der Nahrung ihrer Form nach untauglich sind. Im Muskelmagen freilich hatte ein Teil der verschlungenen Kruster schon eine gründliche Bearbeitung erfahren. Beide Magen stoßen vorn an die Hinterfläche der Leber an, von ihr nur durch das membranöse Diaphragma getrennt, mit dem sie übrigens durch Bindegewebe fest verbunden sind. Hinter dem Magenkomplex ist die Gonade gelegen. Rechtsseitig legt sich ihm das arterielle Herz an, das mit seinem linken, lang ausgezogenen Zipfel sich noch zwischen Drüsenmagen und Gonade einschiebt.

Mitteldarm und Enddarm. MEYER schildert für *Opisthoteuthis* einen dritten Magen, dem er resorbierende Funktionen bei der Nahrungsaufnahme zuschreibt. Er ist morphologisch nichts andres als der erweiterte Mitteldarm. Bei beiden von mir untersuchten Formen konnte ich eine gleiche Erweiterung feststellen, und nach REINHARDT und PROSCH ist sie auch bei *Cirroteuthis Mülleri* vorhanden. Distalwärts verengert sich der Mitteldarm wieder und geht unmerklich in den Enddarm (Textfig. 11 *rect.*) über, der in geradem Verlaufe unter der Bauchdecke nach vorn zieht. Der After, der jeglicher Analanhänge entbehrt, liegt an der Basis des Trichters, von dessen ventraler Wand er noch überschnitten wird. Vom Tintenbeutel fehlt bei den Cirroteuthiden bekanntlich jede Spur.

Die Verdauungsdrüse oder Leber (Textfig. 5 u. 11 *hep.*), über deren muskulöse Kapsel wir schon oben näheres hörten, gleicht in ihrer Lage und in ihrer mächtigen Entwicklung völlig der der Octopoden. Bei *Cirroteuthis umbellata* zeigt sie eine stumpf elliptische, beinahe kugelige Gestalt und ist dorsal sanft abgeplattet. Ihr größerer Durchmesser liegt, wie bei den Philonexiden, quer zur Längsrichtung des Tieres. Die Leber von *Stauroteuthis* hat ganz ähnliche Form, nur ist sie auf der Rückenseite etwas stärker gewellt, auf der Bauchseite abgeflacht und an ihrer Hinterfläche von den dicht anliegenden Magen stark eingebuchtet (Textfig. 5), so daß sie hinten beinahe zweizipfelig erscheint. Die grünlich-grau bis bräunlich gefärbte Drüsenmasse wird außen von einer zarten Bindegewebshülle umgeben, die aber des bei vielen Cephalopoden zu beobachtenden prächtig metallischen Glanzes völlig entbehrt. Durch sie hindurch sieht man deutlich die in die Leber eindringenden Verzweigungen der Venae mesentericae hindurch-

schimmern. Die beiden kurzen, symmetrisch von der Mittellinie an der Hinterseite der Leber entspringenden Ausführgänge (Textfig. 11 *duct. hep.*) sind an ihrer Austrittsstelle von einer weißlichen, länglich elliptischen Zone umgeben, die sich gegen die dunkler gefärbte Drüsenmasse der Leber scharf abhebt, und eine dicke, von der Leber nicht zu trennende Drüsenmasse bildet. Es ist das Pancreas (Textfig. 11 *Pancr.*). Die Leberausführgänge umfassen beiderseits den Mitteldarm unter dem Drüsenmagen, in den sie mit gemeinsamer Öffnung einmünden.

Die Kiemen mit Kiemenmilz („weißer Körper").

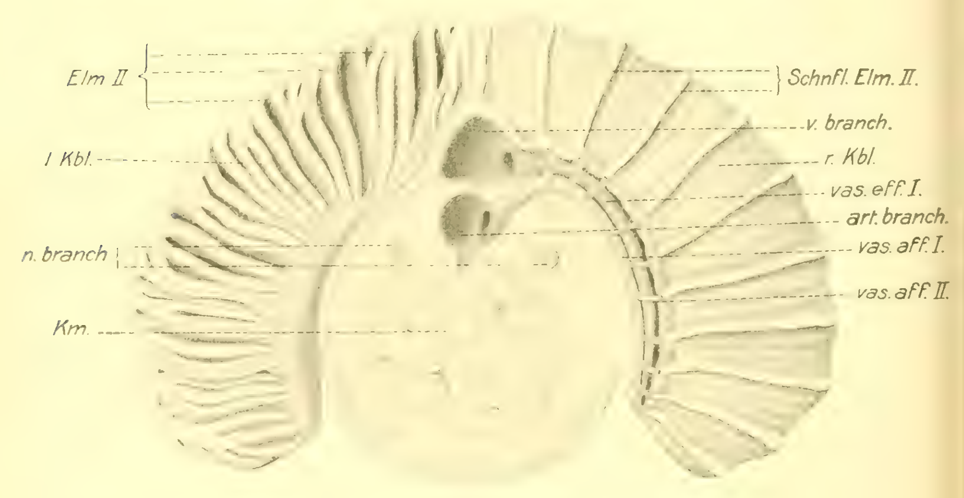
Die Kiemen. Die bräunlich gefärbten Kiemen von *Cirroteuthis umbellata* sind auffallend klein und ganz nahe an die Trichterbasis herangerückt. In ihrer äußeren Erscheinung weisen sie eine große Ähnlichkeit mit den vom Octopodentypus so stark abweichenden Kiemen von *Opisthoteuthis* auf, indem sie statt der Kegel- bis Pyramidenform eine etwa halbkugelförmige Gestalt besitzen. Jedoch stehen sie vermittelnd zwischen *Opisthoteuthis* und den übrigen Octopoden, insofern, als ihre Kiemenblättchen der Zahl nach keine so starke Reduktion erfahren haben und auch nicht von Knorpelstrahlen getragen werden, sondern eine deutlich zweireihige Anordnung an dem muskulösen Aufhängeband der Kieme erkennen lassen. Die halbkugelförmige Gestalt der Kieme wird dadurch erreicht, daß jede Reihe nur aus wenigen Kiemenblättchen gebildet wird, so daß also das Atmungsorgan stark verkürzt ist. Dazu kommt die allmähliche Verkürzung der Blättchen sowohl gegen die Spitze, als gegen die Basis der Kieme zu, ferner die Verwachsung der einzelnen Blättchen mit ihrem ganzen inneren Rande an dem kurzen, beinahe knopfförmigen Aufhängeband, und zwar nicht nur an dessen Seitenflächen, sondern auch an seiner Vorderseite.

Was die Lage der Kieme in situ anbelangt, so ist noch hervorzuheben, daß sie, wie dies auch Joubin (1900) beschreibt, nach hinten überkippt ist, so daß man bei geöffneter Mantelhöhle auf die Spitze der Kieme blickt und einen Teil des Aufhängebandes sieht. Der Kiemenkamm aber ist dem Eingeweidesack zugekehrt. Auf meiner Fig. 3 sind die Kiemen absichtlich wieder nach vorn gekippt, um die Anordnung der einzelnen Elemente erkennen zu lassen.

Das Aufhängeband der Kieme (Fig. 14) zeigt nur in seinen Randzonen eine schwach muskulöse Ausbildung. Die gesamten inneren Partien, welche die kleine, bei *Cirroteuthis umbellata* beinahe kugel-

förmige Kiemenmilz, die Kiemennerven und die zuführenden und ableitenden Gefäße bergen, sind in Gallertgewebe umgewandelt. Die von Joubin (1900) auf Taf. III, Fig. 4 u. 5 dargestellte Lage der Kiemenmilz ist irrig. Die Kiemenarterie verläuft nicht unter, sondern über ihr. Da die Kiemenblättchen an ihrem ganzen halbkreisförmig gebogenen Innenrande mit dem Aufhängeband verwachsen sind, vermissen wir den für alle Dibranchiaten so charakteristischen Kiemenkanal vollständig, so daß die Kieme in ihrem Querschnitt stark an die von *Nautilus* erinnert (vgl. Schaefer 1904, Taf. I, Fig. 1).

Die einzelnen Kiemenblättchen oder Elemente I. Ordnung stimmen in ihrer Gliederung in kleinere Elemente mit denen von *Opistho-*



Textfig. 14.

Kieme von *Cirroteuthis umbellata.*

teuthis und den Octopodiden vollkommen überein, so daß ich hier keine nähere Beschreibung zu geben brauche. Ich verweise nur auf meine Fig. 14, die auf der linken Seite ein Kiemenblättchen bei starker Vergrößerung in Seitenansicht darstellt. Es ist schon angedeutet worden, daß die Kiemenblättchen an Größe recht verschieden sind. Dieser Größenunterschied macht sich aber nicht in einer Ungleichheit der beiden Kiemenhälften, wie sie ja bei den Octopoden ausgeprägt ist, geltend, sondern nur innerhalb der Reihen selbst. Am größten ist immer, von der Kiemenbasis aus gerechnet, das zweite Blättchen; am kleinsten das an der Spitze gelegene der inneren Reihe. Folgende Tabelle gibt die Zahl der Elemente II. Ordnung an.

		Innere Reihe	Äußere Reihe
1. Kiemenblättchen:	vorn	8	8
	hinten	7	7
2. Kiemenblättchen:	vorn	10	9
	hinten	9	10
3. Kiemenblättchen:	vorn	9	9
	hinten	10	10
4. Kiemenblättchen:	vorn	6	8
	hinten	7	7

Tiefer gehende Unterschiede, als sie in der äußeren Form, der geringen Zahl der Blättchen und dem Fehlen des Kiemenkanals gegenüber der Dibranchiatenkieme gegeben sind, waren im Verlaufe der Kiemengefäße festzustellen. Hierüber in dem Abschnitt Gefäßsystem.

Die Kiemen von *Staurotheuthis* (Textfig. 4 *branch.*) sind relativ größer als bei *Cirroteuthis umbellata*, nicht ganz so weit nach vorn gerückt und von prächtig bläulicher bis dunkelvioletter Farbe. Sie zeigen ebenfalls etwa halbkugelförmige Gestalt, jedoch sind ihre großen, wie bei allen Octopoden »baumförmig« verästelten Blättchen derartig ineinandergefaltet, daß es erst einer eingehenden Untersuchnng bedarf, um ihre zweireihige Anordnung zu erkennen. Auf Textfig. 4 sind sie daher etwas schematisiert worden. Beide Reihen zählten vier Blättchen. Mit ihrem schmalen, kurzen Innenrand sind diese ebenfalls in ganzer Ausdehnung an dem Aufhängeband verwachsen, so daß auch hier ein Kiemenkanal fehlt. Das Aufhängeband zieht sich an der Kiemenbasis in einen schwachen, schon von Cuvier für *Octopus* beschriebenen Muskel aus, der über den Nierensack nach hinten zur Flossenstütze zieht, aber kaum eine ausgiebige Bewegung der Kieme ermöglichen wird. Bei *Cirroteuthis umbellata* habe ich derartige Muskelzüge nicht auffinden können.

Die in dem Aufhängebande geborgene Kiemenmilz, ein kompaktes, drüsiges Gebilde von rötlicher Farbe, ist bei *Stauroteuthis* etwas mehr in die Länge gezogen als bei *Cirroteuthis*. In histologischer Hinsicht stimmt sie mit den übrigen Dibranchiaten überein, insofern sie aus den gleichen großkernigen, polygonal abgeplatteten Zellen aufgebaut ist. Über ihre Funktion ist noch nichts Sicheres bekannt. Sie wird zwar vielfach mit dem »weißen Körper« zusammen als Bildungsstätte der Blutzellen gedeutet, jedoch fehlt für die Richtigkeit dieser Annahme ein sicherer Beweis.

Die »weißen Körper«. Die »weißen Körper« liegen gewöhn-

lich in Form eines ringförmigen, dicken Wulstes dem Augapfel hinter seinem Äquator dicht an, indem sie den Zwischenraum zwischen Augenbulbus und Augenganglion ausfüllen. Dabei schmiegen sie sich den Bewegungsmuskeln des Auges innig an und werden von den Retinanerven durchbohrt. *Stauroteuthis* hat im allgemeinen diese Verhältnisse bewahrt. Bei ihm ist der herrlich dunkelviolett gefärbte »weiße Körper« als ein dickes, ringförmiges Band, das sich um die zu einem Bündel vereinigten Retinanerven herumlegt, zwischen Orbitalknorpel und die Muskelschicht des Auges eingezwängt. Mit dem Opticusganglion steht er nicht mehr in so inniger Beziehung, da dieses weit von ihm weggerückt, in der Kopfhöhle gelegen ist. Bei *Cirroteuthis umbellata* ist der »weiße Körper« stark reduziert, beinahe winzig ausgebildet (Textfig. 15). Er stellt einen flach gedrückten Körper von elliptischem Umriß dar. An seiner Dorsalseite ist er durch das über ihn hinwegstreichende Bündel der Retinanerven stark eingebuchtet. An ihnen ist er durch ein Bindegewebsband, das offenbar aus den geschwundenen dorsalen Partien des »weißen Körpers« hervorgegangen ist, gleichsam aufgehängt. In seiner Lagebeziehung zum Augapfel und Augenganglion stimmt er genau mit *Stauroteuthis* überein.



Textfig. 15.
Rechtseitiger »Weißer Körper« von *Cirroteuthis umbellata*.

Faussek (1893) hat die Entwicklung und Histologie dieses Organs an *Sepia* und *Loligo* untersucht. Seine Befunde treffen auch für beide von mir untersuchten Formen zu.

Das Cölomsystem.

Als Cölomsystem bezeichnet Naef (1909) drei Organe, Gonade, Pericard und Niere, deren Zusammengehörigkeit für die Mollusken charakteristisch ist. Mit seiner Entwicklung bei den Cephalopoden haben sich eingehender Bobretzky und Faussek beschäftigt. Ihre zum Teil widersprechenden Befunde hat in neuerer Zeit Naef (1909) einer gründlichen Nachuntersuchung an Embryonen von *Loligo* unterzogen, deren Ergebnisse ich auch meinen Ausführungen in der Hauptsache zugrunde lege.

Wie schon Bobretzky gefunden hat, legen sich das Pericard und die Nieren etwa gleichzeitig im Mesoderm an, ersteres als paarige Spalträume, letztere nach Naef »in Form von soliden Anlagen, die alle voneinander wohl geschieden sind«. Die Pericardialanlagen, die

allmählich von einem deutlichen Epithel ausgekleidet werden, treten später in der Mediane zusammen und vereinigen sich »unter vorübergehender Bildung eines Mesenteriums« zum unpaaren Pericard, welches das Herz vollkommen umwächst. Mit den Nierenanlagen, die nach NAEF schon »von Anfang in engster Beziehung zu den Hohlvenen« stehen, und deren den Venen zugekehrtes Epithel »in Form einer deutlichen Verstärkung die Anlage der Venenanhänge« darstellt, tritt das Pericard nach den Untersuchungen desselben Forschers erst sekundär durch Ausbildung der Nierenspritzen in offene Verbindung. Diese neueren Angaben stehen in direktem Gegensatz zu den Befunden FAUSSEK's, der schon für die frühesten Anlagen des Pericardialkomplexes eine paarige renopericardiale Verbindung beschreibt und auf Grund deren seine Nephrocöltheorie aufstellt. Am erwachsenen Tiere endlich stehen die beiden Nierensäcke durch zwei Querbrücken miteinander in offener Verbindung und münden durch die Ureter in die Mantelhöhle aus. Das Cölomsystem besteht somit aus einem Hohlraum, der von den Nieren und dem Pericard, die untereinander »sowohl in ihrem Lumen wie in ihrer epithelialen Auskleidung zusammenhängen«, gebildet wird.

Bei den Decapoden wird der hintere Teil des Pericards durch eine Querfalte unvollständig abgetrennt und repräsentiert die Gonadenhöhle. In diese ragen Magen und Gonade hinein; zugleich werden auch die Geschlechtsprodukte in sie entleert.

Das Pericard umschließt das Herz, das nur an seinen Gefäßen und einem schwachen Mesenterium aufgehängt ist, und die beiden Kiemenherzen mit ihrem Anhang, die seitlich in das Lumen hereindrängen. Alle in der Pericardialhöhle gelegenen Organe, bei den Decapoden also Herz, die Kiemenherzen mit Anhang, Magen und Geschlechtsdrüse, sind von Peritonealepithel überzogen. VIGELIUS (1880) hat diese Höhle deshalb als Visceropericardialhöhle bezeichnet, GROBBEN (1884) faßt sie, da sie sich wie ein normales Cölom verhält, als sekundäre Leibeshöhle auf.

Bei den Octopoden haben die einzelnen Abteilungen dieser Höhle eine starke Einschränkung erfahren und Magen, Herz und Kiemenherzen sind daraus verdrängt worden. Es ist also zur Ausbildung des von KROHN zum erste Male beschriebenen »Wassergefäßsystems« gekommen. Von der in sich abgeschlossenen Gonadenhöhle, in die nur die Keimdrüse hineinragt, gehen außer den Gonoducten zwei lange, dünne Gänge, die Wasserkanäle, ab, die nach vorn zu den Kiemenherzen verlaufen und sich dort zu einer zarthäutigen, den Kiemen-

herzanhang umfassenden Kapsel erweitern. Jede dieser flaschenförmig gestalteten Kiemenherzkapseln steht durch einen kurzen, dickwandigen Kanal, die Nierenspritze, mit den Nieren in Verbindung, die übrigens bei den Octopoden nie miteinander kommunizieren.

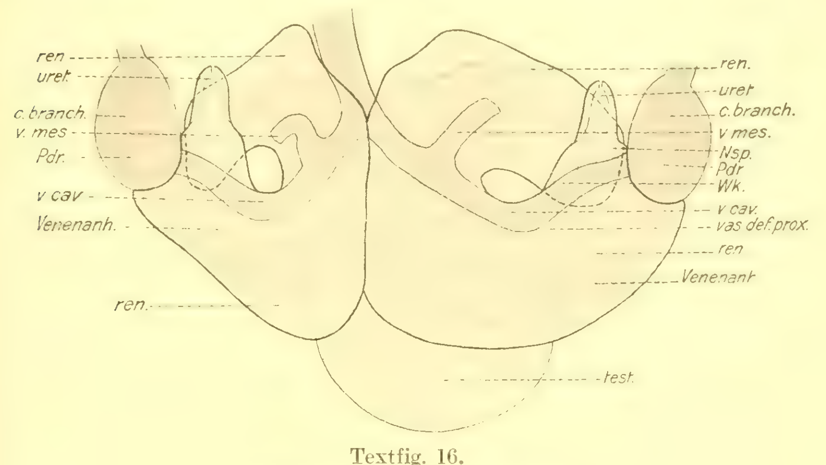
Die bei den Octopoden so auffallende Reduktion zeigt sich in gleicher Weise bei *Stauroteuthis*. Bei *Opisthoteuthis* jedoch ist sie noch einen Schritt weitergegangen und hat zu einem fast völligen Schwund des rechten Wasserkanals geführt. Ich bin nun in der Lage, dieses von Meyer geschilderte, bis jetzt einzig dastehende Verhalten auch für *Cirroteuthis umbellata* feststellen zu können.

Die Nieren.

Ich wende mich zunächst zur Darstellung des Excretionssystems. Die Nieren von *Cirroteuthis umbellata* wie von *Stauroteuthis* (Textfig. 16 u. 26 *ren.*) bestehen aus zwei wohlgesonderten Säcken, die an der Unterseite des Eingeweidesackes liegen und fast dessen ganze, hinter dem Diaphragma gelegene Hälfte überdecken. Sie sind zum größten Teile unmittelbar unter der die Mantelhöhle auskleidenden Körperhaut gelegen, lassen sich von ihr jedoch ohne Einreißen ihrer zarten Wandung leicht lösen. Sie stellen lang ausgezogene Säcke dar, die sich in engem, seitlich offenem Bogen um den dem Herzen genäherten Teil der Kiemenvenen herumschlingen. Ihre Berührungsfläche, die infolge der umfangreicheren Ausbildung des linken Nierensackes etwas nach rechts von der Medianebene des Tieres verschoben ist, besitzt ziemlich große Ausdehnung; trotzdem lassen sich die beiden Säcke bei sorgfältiger Präparation völlig unverletzt voneinander trennen. Jeder Nierensack wird an seiner Umbiegungsstelle durch eine lokale Verengung unvollständig in eine vordere und hintere Kammer geschieden. Die vordere Kammer steht zwar an seitlicher Ausdehnung der hinteren nach, erreicht jedoch deren Umfang durch eine größere dorsale Aussackung, die sich seitlich der Magen zwischen Leber und Gonade, auf der rechten Seite zwischen Leber und Herz einschiebt. Auf der Unterseite wird die linke, vordere Kammer von den Drüsen des Geschlechtsausführganges überlagert, die rechte dagegen liegt fast in ihrer ganzen Ausdehnung unmittelbar unter der Haut. Nur über die hinteren Zipfel beider vorderen Nierensackkammern schieben sich auf der Unterseite die den Ureter tragenden Partien der hinteren Kammern hinweg. Die hinter den Kiemenvenen, den Vorhöfen früherer Autoren, gelegenen Nierenkammern sind beiderseits röhrenförmig gestaltet und liegen quer zur Längsrichtung des

Tieres. Sie legen sich beide über die Unterseite der Gonade hinweg, werden aber in ihren hinteren Partien von dieser seitlich auseinander gedrängt. An ihrer vorderen Wand zeigen sie in ihrer dem Kiemenherzen genäherten Partie bei *Cirroteuthis umbellata* eine schwache Ausbuchtung nach vorn, der der papillenförmige Ureter aufsitzt. Die Ureter liegen völlig symmetrisch medial von den Kiemenherzen, etwas vor der Kiemenvene und ragen frei in die Mantelhöhle vor.

Bei *Stauroteuthis* sind die trichterförmigen Ausbuchtungen, welche die Ureter tragen, stark verlängert, so daß letztere weit vor dem Kiemenherzen median von den Kiemen gelegen sind.



Textfig. 16.

Nierensäcke von *Cirroteuthis umbellata.*

Die zarte Wand der Nieren ist durchweg glatt und ungefaltet, nur an ihren Berührungsflächen mit den vorbeistreichenden Venen hat sie sich zu den sog. Venenanhängen ausgebildet. Seit CUVIER faßte man die Venenanhänge allein als die Nieren der Cephalopoden auf und bezeichnete die Höhlen, in die sie hineinragen, als »Bauchfelltaschen«, da man ihre anatomische Zugehörigkeit zur Niere nicht erkannt hatte. Die Venenanhänge stellen bei *Cirroteuthis umbellata* gelbliche, schwammige Gebilde von ungefähr kolbenförmiger Gestalt dar, die den Venen mit schmaler Basis aufsitzen und durch gegenseitigen Druck vielfach abgeplattet sind. Sie sind also deutlich voneinander gesondert, im Gegensatz zu *Opisthoteuthis*, wo wir »eine Gliederung dieser Venenanhänge in distinkte Teile, in einzelne Anhänge« vermissen. Eigentümlicherweise zeigt in diesem Punkte *Stauroteuthis* mit *Opisthoteuthis* völlige Übereinstimmung. Die Venenanhänge stellen

hier ebenfalls vollständig ungegliederte, mächtige Wülste von bleigrauer Farbe dar. Sie sind die eigentlich excretorisch tätigen Teile der Nieren. An ihrer Oberfläche zeigen sich zahllose feine, kreisrunde Löcher, die in lange, sich nach innen allmählich erweiternde, manchmal auch sich verzweigende Einstülpungen der Nierensackwand führen. Reiche Verästelungen der Venen haben sich zwischen diese Einstülpungen hineingeschoben, so daß also eine möglichst große Berührungsfläche zu diffusionellem Austausch geschaffen ist. Derartige Venenanhänge kommen den beiden Venae cavae und Venae mesentericae zu. Die ersteren laufen in nach vorn offenem Bogen an der oberen Wand der hinteren Nierensackkammer seitwärts zu den Kiemenherzen, die letzteren ziehen an der oberen Wand der vorderen Nierensackabteilungen entlang gegen die Rückenseite zu den Eingeweiden. Dabei buchten diese Venen die Nierenwand so vollkommen ein, daß es den Anschein erregt, als durchbrächen sie dieselbe und verliefen im Lumen des Nierensackes, mit seiner oberen Wand nur in einem schmalen Streifen verwachsen. Auf Schnitten kann man jedoch feststellen, daß das Nierenepithel auf die Vene umbiegt. Die Venenanhänge von *Cirroteuthis umbellata* zeigen durchgängig ungefähr gleiche Größe, nur an den Venae cavae nehmen sie gegen die Kiemenherzen hin allmählich an Umfang zu, so daß die hintere Nierenkammer von den Anhängen fast prall erfüllt ist. Bei *Stauroteuthis* geht dieser Größenzunahme der einzelnen Venenanhänge gegen die Kiemenherzen zu ein Zunehmen des Wulstes an Mächtigkeit parallel; jedoch erfüllt dieser bei weitem nicht in dem Maße die hintere Nierensackabteilung wie bei *Cirroteuthis umbellata*.

Die fleischige Wandung der Ureter ist durch in Bindegewebe eingelagerte Längs- und Ringmuskeln stark verdickt und erweist sich an ihrer Innenseite als längs gefältelt. Die in den Harnsack ausstrahlenden Falten sind von einem hohen Cylinderepithel bekleidet, in das einzelne Schleimzellen eingestreut liegen. Nach dem Nierensack zu flacht sich das Cylinderepithel allmählich ab, besteht zunächst aus kubischen Zellen, um dann in ein typisches Plattenepithel überzugehen, in dem ebenfalls Schleimzellen nachzuweisen sind. Dieses niedrige Epithel bedeckt die gesamte glatte Wand des Nierensackes; erst an den Venenanhängen werden die Zellen wieder höher und bilden ein kubisches bis cylindrisches Epithel. Eine feine Streifung, die Grobben im basalen Teil dieser Epithelzellen öfters beobachtet hat, und die als eine »Folge des durch die Epithelzellen streichenden Excretionsstromes« aufzufassen ist, konnte ich auch stellenweise wahrnehmen. An ihrer freien Oberfläche haben die Epithelzellen, die sich

alle durch große Kerne auszeichnen, eine freie Stäbchencuticula abgeschieden, die übrigens auch dem Epithel des glatten Teiles des Nierensackes zukommt. Nach außen folgt auf das Nierenepithel eine Bindegewebslage, die durch reichlich eingestreute Muskelfasern verstärkt ist.

Nach den Untersuchungen von VIGELIUS (1880) beobachtet man selbst an ganz frischen Tieren beim Aufschneiden der Nierensäcke nie eine ausströmende Flüssigkeit, sondern man »findet die fortwährend in Kontraktion begriffenen Venenanhänge meistens von einer schleimigen Masse überdeckt«. Bei *Cirroteuthis umbellata* habe ich in den Nierensäcken weißliche Klumpen gefunden, die oft die Venenanhänge untereinander verklebten, und die offenbar die stickstoffhaltigen Excrete darstellen.

Das Pericard.

Wie schon angedeutet, weist *Stauroteuthis* in der Ausbildung des Pericards die gleichen Verhältnisse wie die Octopodiden auf. Bei *Cirroteuthis umbellata* hingegen hat, wohl wie bei *Opisthoteuthis* entsprechend der einseitigen Ausbildung der ausleitenden Geschlechtswege, die Rückbildung des Pericards geradezu ihr Extrem erreicht, indem bloß der linke »Wasserkanal« vollständig entwickelt ist, der rechte dagegen die Gonadenhöhle nicht mehr erreicht. Die Mündung des vorderen Teiles des Pericards, die Nierenspritze (Textfig. 16 u. 26 *Nsp.*), in die Niere liegt auf einer kleinen, mit Radiärfalten ausgestalteten Papille an der oberen Innenseite des Ureters, dort, wo er sich in den Nierensack erweitert. Die Nierenspritze ist ein kurzer, dickwandiger Gang, dessen Innenseite mit wellenförmigen, nach außen durchscheinenden Längsfalten besetzt ist. Dieser Gang zieht von der Ureterbasis zwischen den sich überlagernden Partien der vorderen und hinteren Nierensackkammern seitwärts zur Oberseite des Kiemenherzens. Auf seinem hinteren Teile erweitert er sich flaschenförmig zu einem ovalen, zarthäutigen Blindsack, der Kapsel des Kiemenherzanhanges, auf die auch seine Längsfalten in Form von gefalteten Wülsten ausstrahlen und auf der sie allmählich verstreichen. Vom Halsteil dieser Kapsel geht als ein dem eben erwähnten Kanal an Dicke und Aussehen gleicher Gang, »der Wasserkanal« ab, (Textfig. 16 *Wk*), der an der Oberseite des hinteren Nierensackabschnittes medianwärts zieht, bis er den proximalen Teil des Vas deferens unten kreuzt. Dann biegt er nach hinten um, läuft mit dem Vas deferens, dem er innen anliegt, gemeinsam über die Niere hinweg gegen den hinteren Körper-

pol und erweitert sich zur Gonadenhöhle. Diese Höhle liegt dicht neben der des Vas deferens. Der rechtsseitige »Wasserkanal« ist bei *Stauroteuthis* sehr dünn. Bei *Cirroteuthis umbellata* ist er zu einem kurzen, zapfenförmigen Gebilde reduziert, das nur wenig über das Kiemenherz hinausragt.

In ihrem histologischen Aufbau sind das »Wassergefäß« und die Nierenspritze ziemlich gleichartig ausgebildet. Ihre verhältnismäßig dicke, fleischige Wand zeigt in Bindegewebe eingelagerte Längs- und Ringmuskulatur und ist auf ihrer Innenseite mit wellenförmigen Längsfalten ausgestattet, die, wie überhaupt das ganze Kanalsystem, von einem flimmernden Cylinderepithel ausgekleidet sind. An der erweiterten Öffnung des Wasserkanals verstreichen seine Falten allmählich in der Wand der Gonadenhöhle, die, wie wir oben sahen, als ein wesentlicher Teil der sekundären Leibeshöhle aufzufassen ist.

Bevor ich jedoch zur Schilderung der Gonadenhöhle übergehe, möchte ich hier erst die Beschreibung des Kiemenherzanhanges (Textfig. 16 u. 26 *Pdr.*) einfügen, dessen Zugehörigkeit zum Pericard GROBBEN erwiesen und ihm deshalb den Namen Pericardialdrüse beigelegt hat. Sie ist ein drüsiges Gebilde von gelb-rötlicher Farbe und beinahe kugeliger Gestalt, das der Oberseite des Kiemenherzens hinten aufsitzt, mit ihm jedoch nur in ganz geringer Ausdehnung verwachsen ist. Dennoch wäre es verfehlt, die Drüse als gestielt zu bezeichnen. Sie liegt innerhalb der flaschenförmigen Ampulle des reduzierten Pericards, die als Kapsel des Kiemenherzanhanges nur dieser Drüse als Tasche dient. Das Kiemenherz liegt außerhalb. Das Kapselepithel schlägt sich an der Basis der Drüse über dieselbe hinweg und stülpt sich an der ihrer Anheftungsstelle gegenüberliegenden Seite spaltförmig in die Drüsenmasse ein. Es ist wie bei *Opisthoteuthis* nur ein derartiger großer Spalt wahrnehmbar, im Gegensatz zu *Eledone*, wo man nach GROBBEN »eine Anzahl von Spalten, welche ins Innere der Drüse führen«, bemerkt. An ihn schließt sich eine Zerklüftung der Gewebsmasse in ein System von Gängen und Hohlräumen an. In der Auskleidung der Hohlräume stimmt die Pericardialdrüse mit der von *Eledone* überein, indem hier die epithelial aneinander geordneten Zellen keine festgeschlossene Reihe bilden, sondern bauchig in das Lumen der Drüse vorragen und von wechselnder Größe sind. Ihre Grenze gegen das eindringende Cölothel ist schwer festzustellen. An der Festhaftungsstelle der Drüse geht ihr Gewebe in das des Kiemenherzens über und dient einer großen Blutlacune, die mit der Kammer des Kiemenherzens in offener Verbindung steht und in das Drüsensystem

allseitig eindringt, zum Übertritt. Dies stimmt mit den Befunden von MEYER an *Opisthoteuthis* und *Octopus defilippi* und von GRIMPE an *Octopus vulgaris* genau überein.

Über den morphologischen Wert und die Funktion dieser drüsigen Organe ist bis jetzt noch keine Einigkeit erzielt. Neuerdings hat NAEF folgende Vermutung ausgesprochen: »Die Anlage derselben hat eine auffallende Ähnlichkeit mit der der Gonade, ihre spätere Differenzierung speziell mit der des Hodens; es scheint mir daher nicht völlig ausgeschlossen, daß wir in ihnen metamer homonome Gebilde derselben Kategorie, d. h. rudimentäre Gonaden, vor uns haben.«

GROBBEN kommt auf Grund seiner morphologischen Forschungen an *Sepia* und *Eledone* zu dem Schluß, daß die Pericardialdrüse excretorisch tätig sein müsse, ein Ergebnis, zu dem er auch durch physiologische Untersuchungen an den Pericardialdrüsen der Lamellibranchier gelangte. Dagegen leugnet KOWALEWSKY eine excretorische Funktion völlig, da er bei *Sepia* und *Sepiola* eine Reaktion der Pericardialdrüse weder auf Indigocarmin, noch auf Lacmuslösung oder carminsaures Ammon nachweisen konnte. MEYER schließlich stellte bei *Opisthoteuthis* die Vermutung auf, »daß mit Hilfe dieses Organs die im Kiemenherzen aufgespeicherten Excrete entfernt würden«.

Der Geschlechtsapparat.

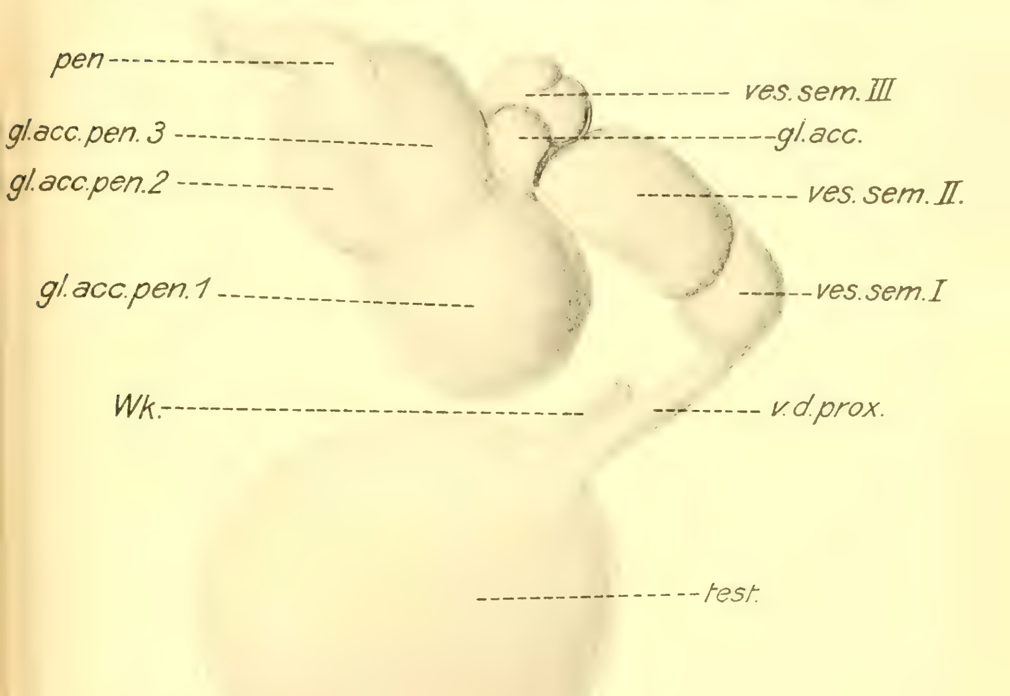
Der Hoden (Textfig. 16 *test.*) liegt im Fundus des Eingeweidesackes, der Innenseite der Flossenstütze dicht angedrückt. Vorn stößt er an das Herz an. Der Raum seitlich von ihm bis zur Flossenstütze wird von den gut entwickelten Venenanhängen ausgefüllt. Bei *Cirroteuthis umbellata* war der Hoden kugelig, bei *Stauroteuthis*, der sich in vollster Geschlechtsreife befand, hat er die Gestalt eines Ellipsoids mit quergestellter Achse. In seiner Beziehung zur Visceropericardialhöhle hält er etwa die Mitte zwischen den Decapoden und den Octopoden. Bei ersteren liegt er völlig außerhalb des Cöloms, unterhalb der Gonadenhöhle, bei den Octopoden, speziell *Octopus*, stülpt er dagegen von hinten her die Wand der Gonadenhöhle derartig ein, so daß er völlig innerhalb derselben gelegen ist, nur an einem Aufhängeband befestigt, durch das auch die Gefäße an ihn herantreten. Bei *Cirroteuthis umbellata* nun, wie bei *Stauroteuthis* stößt der Hoden mit seiner Vorderfläche zwar ebenfalls an den als Gonadenhöhle zu bezeichnenden Abschnitt der Visceropericardialhöhle an, buchtet dessen Wand jedoch nur mäßig ein (Textfig. 18 *r.p.*), so daß also die engräumige Gonadenhöhle etwa becherförmig der Keimdrüse vorn anliegt.

In seinem Aufbau aus den schlauchförmigen, geraden Hodenkanälchen, welche alle gegen das seitlich und ein wenig dorsal an der Vorderseite des Hodens gelegene Mündungsfeld zusammenlaufen, stimmt die Keimdrüse völlig mit der der Octopoden überein. Die einzelnen Kanälchen, deren Wand aus dem Keimepithel gebildet wird, werden untereinander durch Bindegewebe verbunden, das sich an der Außenseite des Hodens zu einer derben Tunica propria verdichtet. Die Spermatozoen, die übrigens nach den Untersuchungen Thesings (1904) nicht im Hoden, sondern erst in den einzelnen Abschnitten des Leitungsweges ihre endgültige Größe und Gestalt erreichen, gelangen in die Gonadenhöhle.

Von hier aus stünde den Geschlechtsprodukten nun der Weg durch die Visceropericardialhöhle und die Nieren offen, um die Außenwelt zu erreichen. Er wird in der Tat auch bei vielen Mollusken benutzt. Bei den Cephalopoden jedoch haben sich besondere Gonoducte herausgebildet, die sich »postembryonal durch Abschnürung einer Rinne vom Pericardialepithel« entwickeln und sich unter topographischen Beziehungen ausbilden, »welche vermuten lassen, daß es sich um einen ursprünglichen Nierenweg für die Geschlechtsprodukte handle« (Naef 1909, S. 261). Entsprechend der paarigen Anlage des Pericards ist es wahrscheinlich, daß eine Duplizität der Leitungswege das ursprüngliche Verhalten ist, wie sie ja auch noch im weiblichen Geschlecht bei vielen Oegopsiden und den Octopoden, außer den Cirroteuthiden, im männlichen Geschlecht bei *Calliteuthis* gewahrt ist. Marchand (1907) hat in neuerer Zeit eine eingehende Schilderung der anatomischen Verhältnisse des männlichen Leitungsweges gegeben. Ich möchte in meiner Darstellung mich eng an die von ihm angewandten Bezeichnungen halten, und daher sei es mir gestattet, an der Hand seiner Ausführungen in kurzen Worten einen Überblick über den Bauplan des männlichen Leitungsweges der Dibranchiaten zu geben.

Der gesamte Leitungsapparat, den Marchand als Vas deferens im weiteren Sinne auffaßt, stellt ein Rohr dar, das durch mannigfache Ummodelung und histologische Differenzierung eine reiche Gliederung aufweist. Man kann an ihm einen proximalen und einen distalen Teil unterscheiden. Der proximale Teil reicht bis zur Spermatophorendrüse, der Vesicula seminalis der älteren Autoren. »Er entspringt an der Wand der Gonadenhöhle, hat in der Regel einen mannigfach gewundenen und geschlängelten Verlauf« und erweitert sich schließlich zur Spermatophorendrüse. Diese ist bei den Decapoden die eigent-

liche Bildungsstätte der Spermatophoren und läßt durch ihre S-förmige Knickfigur schon äußerlich eine Gliederung in drei histologisch differenzierte Abschnitte erkennen. Ihr Ausführgang mündet in die dem Paket links anliegende »Prostata«, die als erste Umkehrstation für die Spermatophoren dient und deshalb von MARCHAND als Rangierdrüse bezeichnet wird. Kurz auf sie folgt der nur als ein unvollkommen verschmolzener Knick des distalen Vas deferens zu

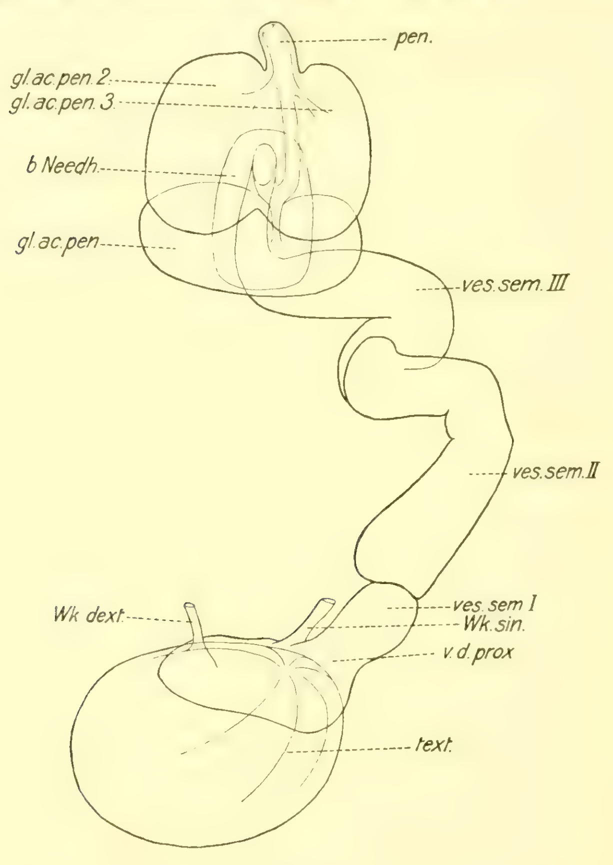


Textfig. 17.

Männlicher Geschlechtsapparat von *Cirroteuthis umbellata.* Ventralansicht.

deutende Blindsack (Prostatablindsack) und endlich die als Spermatophorenreservoir und zweite Umkehrstation ausgebildete NEEDHAMsche Tasche, in deren Fundus das Vas deferens, von vorn kommend, eintritt. Der distale Teil der NEEDHAMschen Tasche ist bei den Octopoden regelmäßig zu einem gut abgesetzten, muskulösen Penis umgebildet, der frei in die Mantelhöhle vorragt und auf halber Höhe ein sog. Penisdivertikel tragen kann.

Alle diese Teile des Leitungsapparates liegen zu einem Knäuel vereint, wobei der Spermatophorendrüse, der Rangierdrüse und dem Blindsack die peristaltischen Bewegungen dadurch erleichtert werden, daß sie frei in der Genitaltasche liegen. Mit dieser Tasche, die bei *Illex* auch noch am erwachsenen Tier sich in die Mantelhöhle öffnet,



Textfig. 18.

Schematische Darstellung des männlichen Geschlechtsapparates von *Stauroteuthis* sp. Ventralansicht.

also als eine Einstülpung der Mantelhöhle aufzufassen ist, in die sich die genannten Teile des Vas deferens hineingedrängt haben, steht bei den Decapoden der Leitungsweg durch den sog. Flimmertrichter in unmittelbarer Verbindung.

Von dem eben aufgestellten Bauplan kommen bei den verschiedenen Formen mancherlei Abweichungen vor, hauptsächlich Rückbildungserscheinungen, jedoch auch Weiterbildungen, und wir werden

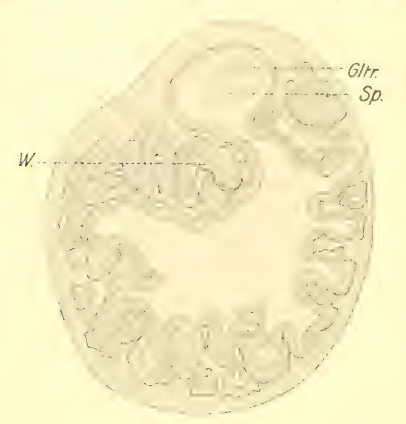
sehen, daß letztere bei den Cirroteuthiden ihr Extrem erreichen. In der Tat weicht der Leitungsapparat der Cirroteuthiden so stark von dem der Octopoden ab, daß MEYER noch von einem fundamentalen Unterschied zwischen beiden sprechen konnte. Später hat jedoch MARCHAND in den Hectocotyliferen *Ocythoë* und *Argonauta* vermittelnde Zwischenglieder zwischen beiden gefunden, so daß es uns jetzt sehr gut möglich ist, den Leitungsweg der beiden von mir untersuchten Formen wie auch von *Opisthoteuthis*, die sich in ihrer Ausbildung recht nahe kommen, auf den der Octopoden zu beziehen.

Bei *Cirroteuthis umbellata* beginnt der proximale Teil des Vas deferens (Textfig. 17 *v.d.prox.*) mit einer ansehnlichen Erweiterung, die offenbar der spindel- oder zitronenförmigen Ampulle der Octopoden entspricht, sich aber nicht so scharf absetzt, an der vorderen, linksseitigen Wand der Gonadenhöhle. Er ist, in Übereinstimmung mit *Opisthoteuthis*, ziemlich kurz, dickwandig und im Innern mit Längsfalten ausgestattet. Sich allmählich verjüngend, zieht er in leicht geschwungenem Bogen über die obere Wand des hinteren Nierensackabschnittes schräg nach vorn außen, läuft über die Kiemenarterie und Kiemenvene hinweg und mündet auf der Unterseite der vorderen Nierensackkammer in die dreiteilige Spermatophorendrüse ein. Bei *Stauroteuthis* ist dieser Teil des Leitungsweges aufs äußerste verkürzt, so daß die, allerdings dafür etwas mehr in die Länge gezogene Spermatophorendrüse fast unmittelbar aus der Gonadenhöhle entspringt (Textfig. 18 *v.d.prox.*).

Die Spermatophorendrüse (Textfig. 17 u. 18 *ves.sem.I, II, III*) liegt ziemlich oberflächlich der Unterseite der vorderen linken Nierensackkammer, mit ihrem dritten Abschnitt sogar der Leberkapsel auf. Alle drei Abschnitte sind scharf voneinander abgesetzt, aber nicht in S-förmiger Krümmung aneinander gelegt, sondern sie liegen alle fast in einer Richtung vor einander, die senkrecht zu der des proximalen Vas deferens steht.

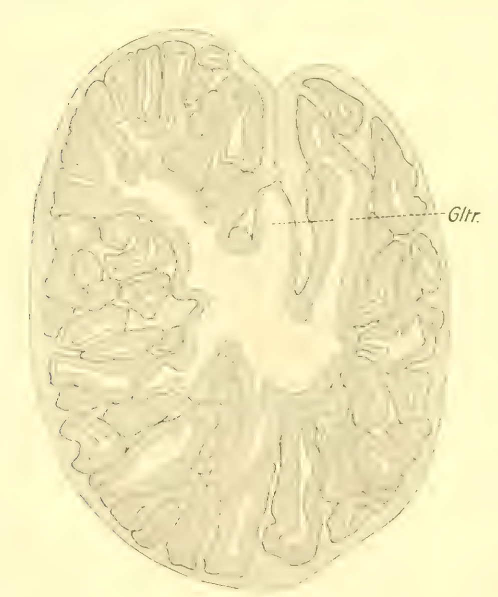
Der erste Abschnitt (Textfig. 19), der nach MARCHAND bei den Octopoden einem Rückbildungsprozeß unterliegt, ist auch bei den von mir untersuchten Formen der kleinste. Er zeigt etwa kugelförmige Gestalt und besitzt eine stark verdickte, drüsige Wandung, von deren oberer Seite ein Längswulst von stumpf keilförmigem Querschnitt ins Lumen vorragt. Die Ausbildung eines derartigen Wulstes im ersten Abschnitt der Spermatophorendrüse ist nicht die Regel, sie scheint aber den Cirroteuthiden allgemein zuzukommen, denn er ist auch bei *Opisthoteuthis* vorhanden. Durch den Wulst wird vom eigentlichen Lumen, in

das sich von der Drüsenwandung wie vom Wulste selbst noch Längsfalten erheben, der Leitungsweg der Spermatozoen unvollständig abgegliedert, so daß er nur durch eine enge Spalte mit ihm in Verbindung steht. Er ergibt sich als unmittelbare Fortsetzung des Lumens des proximalen Vas deferens. Bei dem einen von mir untersuchten männlichen Exemplar von *Cirroteuthis umbellata* war er von einem Ballen Spermatozoen erfüllt. Seine Wandung ist nicht drüsig ausgebildet und besitzt keine Längsfalten.



Textfig. 19.
Querschnitt durch den ersten Abschnitt der Vesicula seminalis von *Cirroteuthis umbellata*.

Beim Übergang vom ersten zum zweiten Abschnitt verengert sich dessen Lumen plötzlich zu einem engen, kurzen Kanal mit dünner Wandung, der nach vorn verläuft, die verdickte Wand des zweiten Abschnittes durchbohrt und in sein Lumen hineinführt. Dieser Abschnitt (Textfig. 20) liegt dem ersten dicht an, wird von ihm sogar an seiner hinteren Fläche etwas eingebuchtet, ist aber sonst von ihm scharf gesondert. Er legt sich nach vorn innen über die vordere Kammer des Nierensackes hinweg. Seine dicke, ebenfalls stark drüsige Wandung umschließt ein spaltförmiges, durch Längsfalten der Wand unregelmäßig begrenztes Lumen. In Übereinstimmung mit *Opisthoteuthis* ist es jedoch nicht zur Ausbildung des für die übrigen Dibranchiaten charakteristischen Längswulstes gekommen, der hier regelmäßig eine Gleitbahn für die Spermatophoren von dem



Textfig. 20.
Querschnitt durch den zweiten Abschnitt der Vesicula seminalis von *Cirroteuthis umbellata*.

übrigen Drüsenlumen abgrenzt. Und dennoch scheint eine gesonderte Gleitrinne vorhanden zu sein. Erster wie zweiter Abschnitt der Spermatophorendrüse sind nämlich trotz ihrer reichen Oberflächenvergrößerung und der Dicke der Drüsenpolster, die sie zu fast massiven Gebilden machen, nicht als eigentliche Anhangsdrüsen aufzufassen, sondern sie müssen als Differenzierungen des Vas deferens betrachtet werden. Nur hat sich beim zweiten Abschnitt die Wandung nicht allseitig verdickt und drüsig ausgebildet, sondern es bleibt ein unverdickter Teil übrig, der als verhältnismäßig enge Rinne (*Gltr.*) dem Drüsenabschnitt entlang läuft und sich durch einen Spalt in dessen Lumen öffnet. Seitlich wird die Rinne durch die Ränder des verdickten Teiles der Wand überwallt, so daß äußerlich in der Berührungszone der Überwallungen nur eine feine in der Längsrichtung des Drüsenabschnittes verlaufende Einkerbung erkennbar ist. Ob freilich die Spermatophoren nur in dieser Rinne entlang gleiten, und nicht ins Drüsenlumen selbst geraten, läßt sich nicht sicher angeben, denn der zweite Abschnitt war völlig frei von Spermatozoen. Für die Richtigkeit meiner Annahme spricht aber der Umstand, daß die Rinne mit Flimmerepithel ausgekleidet ist, ein Verhalten, das auch, wie wir noch sehen werden, für die durch den Wulst abgetrennte Gleitbahn im ersten Abschnitt der Spermatophorendrüse zutrifft, wie überhaupt für alle die Teile des Vas deferens, die nur ausleitende Funktionen zu verrichten haben. Andrerseits ist freilich der Spalt, durch den sich die Rinne in den Drüsenraum öffnet, zu weit, um ein Hinübertreten der Spermatophoren zu verhindern. Es wäre jedoch nicht ausgeschlossen, daß eine künstliche Verbreiterung der Spalte durch Kontraktionen infolge der Konservierung hervorgerufen worden ist.



Textfig. 21.
Schnitt durch eine Windung des dritten Abschnittes der Vesicula seminalis von *Cirroteuthis umbellata*.

Der dritte Abschnitt der Spermatophorendrüse (Textfig. 21) ist bei

Cirroteuthis umbellata mit dem zweiten wiederum durch einen kurzen, etwas gewundenen Gang verbunden. Er stellt einen weitlumigen, namentlich bei *Cirroteuthis umbellata* eng aufgewundenen Schlauch vor. Jede drüsige Ausbildung seiner dünnen Wandung ist unterblieben. An seiner Innenseite zeigt er eine reiche, netzartige Fältelung. Das Lumen ist mit rudimentären, in reichlich abgesonderte Secretmassen eingebetteten Spermatophoren erfüllt.

Der Ausführgang der Spermatophorendrüse hat ein sehr viel engeres Lumen und ist nur mit spärlichen, niedrigen Längsfalten ausgestattet. Kurz nach seinem Austritt sitzt ihm bei *Cirroteuthis umbellata* eine kleine, knopfförmige Anhangsdrüse auf, die durch ihr starkes Drüsenpolster und nur enges Lumen recht massiv ausgebildet ist. Diese Drüse liegt der Innenfläche des dritten Abschnittes der Spermatophorendrüse dicht an und buchtet sie sogar etwas ein. Offenbar stellt sie die rudimentäre Rangierdrüse (Textfig. 17 *gl.acc.*) vor, die die Funktion einer Umkehrstation nicht mehr ausübt. Bei *Stauroteuthis* konnte ich keine Spur einer derartigen Drüse auffinden.

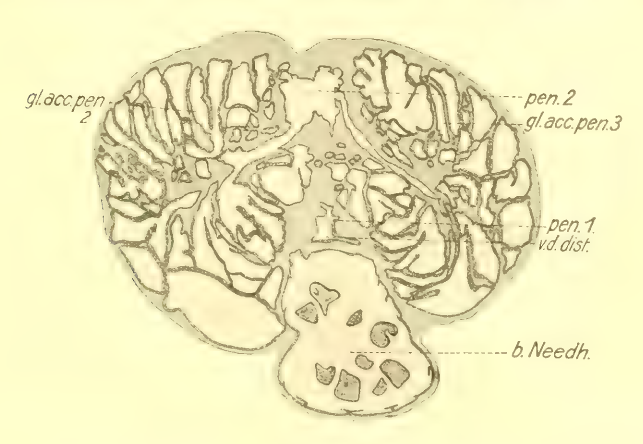


Textfig. 22.
Querschnitt durch die hintere der accessorischen Drüsen des Penis.

Das Vas deferens läuft nun medianwärts und ein wenig nach hinten weiter und tritt an ein kompaktes Drüsenpaket heran, das dem Hoden an Umfang ungefähr gleichkommt, und das von gewaltigen Drüsen gebildet wird, die, wie Marchand an *Opisthoteuthis* nachgewiesen hat, aus dem Penisdivertikel hervorgegangen sind. Dieses Paket legt sich, nur von der Körperhaut bedeckt, schräg nach vorn rechts über Leber und Enddarm hinweg und hebt sich schon äußerlich als biskuitförmige Emporwölbung ab. Von ihm entspringt der kurze, muskulöse Penis, der in die Mantelhöhle hineinragt.

Dem Drüsenpaket liegt oben, also an seiner der Leber zugewendeten Seite eine längliche, dünnwandige Tasche fest auf. Sie steht ihm an Länge und Breite etwas nach und ist mit ihm so fest verwachsen, daß man sie auf den ersten Blick als zu ihm gehörig betrachten möchte. Eine genauere Untersuchung ergibt jedoch, daß sie nichts

andres als die NEEDHAMsche Tasche (Textfig. 18, 23 *b.Needh.*) repräsentiert. Das distale Vas deferens zieht nämlich, zwischen sie und die hintere der drei Anhangsdrüsen des Penis eingekeilt, auf ihrer Unterseite nach vorn und mündet in ihr vorderes Viertel ein. Diese so weit nach vorn verschobene Einmündung kann nicht weiter auffallen, wir finden dasselbe Verhalten bei *Scaeurgus unicirrus* ausgeprägt, ja es macht sich allgemein bei den Octopoden die Tendenz bemerkbar, die Einmündung des distalen Vas deferens mehr nach vorn zu verschieben. Bei *Cirroteuthis* und *Opisthoteuthis* hat diese Verschiebung aber ihr Extrem erreicht, indem Einmündung und Ausmündung zusammenfallen. Die NEEDHAMsche Tasche besitzt aber nur eine Öffnung, durch die die Spermatophoren ein- und austreten, und die sich an der Stelle



Textfig. 23.
Schnitt durch die beiden vorderen der accessorischen Drüsen des Penis.

befindet, wie die Ausmündung bei *Octopus* und *Scaeurgus*. Sie wird also nach vorn von einem stumpfen Blindsack der NEEDHAMschen Tasche überragt. Am aufgehellten Präparat läßt die NEEDHAMsche Tasche die unregelmäßig netzförmige Zeichnung eines Systems von niedrigen, nach innen vorspringenden Falten mit T-förmigem Querschnitt erkennen. Von einem Wulst, der bei den Octopoden als letzte Andeutung der bei den Decapoden ausgebildeten spiraligen Einrollung der NEEDHAMschen Tasche vorhanden ist, fehlt wie bei *Opisthoteuthis* jede Spur. Zu einer drüsigen Ausbildung des Fundus, die ja bei den Octopoden angebahnt und bei den Hectocotyliferen *Ocythoe* und *Argonauta* sehr weit vorgeschritten ist, ist es bei den von mir untersuchten Formen ebenfalls nicht gekommen. Erfüllt ist die Tasche,

namentlich in ihrem hinteren Abschnitt, mit zahlreichen, von Secretmassen umhüllten rudimentären Spermatophoren.

Der Ausführgang der NEEDHAMschen Tasche dringt nach unten zwischen die beiden vorderen der großen Anhangsdrüsen ein, beschreibt ein nach vorn offenes Knie und setzt sich als kurzer Penis in die Mantelhöhle fort. Das Drüsenpaket läßt auf Schnitten seine Zusammensetzung aus einer am hinteren Ende gelegenen größeren Drüse (Textfig. 17, 18, 22 *gl.acc.pen.1*) und einem vorderen Drüsenpaar (Textfig. 17, 18, 23, 26 *gl.acc.pen.2, 3*) erkennen, deren Berührungszone sich äußerlich durch eine sanfte Einbuchtung andeutet. Die unpaare Drüse hat kuglige Gestalt. Ihr Lumen öffnet sich nach vorn durch einen weiten Kanal in den Ausführgang der NEEDHAMschen Tasche, also den Penis, an der Stelle seiner knieförmigen Krümmung. Die beiden vorderen Drüsen erreichen beide zusammen erst die unpaare Drüse an Masse. Sie liegen rechts und links symmetrisch dem Penis an, in den sie auch ihr Secret, distal von der Einmündungsstelle der hinteren Drüse, ergießen. Alle drei Anhangsdrüsen des Penis lassen sich durch Präparation nicht voneinander trennen.

Wir finden also am Leitungsapparat alle bei den Octopoden ausgeprägten Teile wieder, mit Ausnahme der Rangierdrüse bei *Stauroteuthis* und des Blindsackes (Appendix) bei beiden Formen. Von letzterem fehlt jede Spur. Aber er ist schon bei den Octopoden kleiner als bei den Decapoden und ist bei *Ocythoe* geradezu rudimentär zu nennen. Von der Genitaltasche habe ich keine Andeutung finden können, ihre Rückbildung dürfte Hand in Hand gegangen sein mit der Reduktion der Rangierdrüse und des Blindsackes und der festen Verlötung der NEEDHAMschen Tasche an die Anhangsdrüsen des Penis.

Auf die komplizierte Histologie der einzelnen Teile des Leitungsapparates möchte ich nur in ganz groben Zügen eingehen. Sie zeigt in der Hauptsache völlige Übereinstimmung mit *Opisthoteuthis*.

Die Wand des proximalen Vas deferens besteht aus Bindegewebe, in das nur spärliche Längs- und Ringmuskulatur eingelagert ist. Ein hohes, flimmerndes Cylinderepithel kleidet ihre gesamte innere Oberfläche aus, wie überhaupt alle die Teile des Ausführapparates, die nicht, bei Übernahme einer andern als zuleitenden Funktion, eine anderweitige histologische Differenzierung erfahren haben.

So finden wir am ersten Abschnitt der Spermatophorendrüse das Flimmerepithel in dem als Leitungsbahn der Spermamassen dienenden Teil in gleicher Weise wieder. Die Wandung dieses Abschnittes der Spermatophorendrüse setzt sich in der Hauptsache aus langen, oft-

mals sich sekundär noch verzweigenden Drüsenschläuchen zusammen, die in eine, die ganze Drüse umhüllende Bindegewebsschicht eingesenkt sind. Die Drüsentubuli, wie auch das das Drüsenlumen auskleidende Epithel, werden von cylindrischen Drüsenzellen gebildet. Flimmerzellen finden sich nur spärlich. Nur der Wulst macht davon eine Ausnahme, indem hier die meisten Zellen des Epithels flimmern. Und dennoch deutet dessen Einfaltung zu Drüsenschläuchen auf secretorische Tätigkeit hin. In der Tat findet man im oberen Teile der Wimperzellen große, stark lichtbrechende Secrettropfen, die sich infolge ihrer stärkeren Aufnahme von Farbstoffen auch dann noch gut abheben, wenn sie dem aus den übrigen Teilen der Drüse stammenden Secret beigemischt sind.

Der zweite Abschnitt der Spermatophorendrüse unterscheidet sich histologisch nur wenig von dem ersten. Die Drüsenwandung zeigt denselben tubulösen Bau und die Leitungsbahn dasselbe Flimmerepithel wie die entsprechenden Teile des ersten Abschnittes.

In der dünnen Wandung des dritten Abschnittes vermissen wir Drüsenzellen vollständig. Sie ist innen mit kubischem bis cylindrischem Flimmerepithel überkleidet. Auf diese folgt nach außen eine dünne Bindegewebsschicht mit nur vereinzelten Muskelfasern.

Das distale Vas deferens ist bis zu seiner Einmündung in die NEEDHAMsche Tasche gleichartig ausgebildet. Wie der proximale Teil, besteht es aus einer Bindegewebswand mit eingelagerten Längs- und Ringmuskelfasern, der innen ein Flimmerepithel aufliegt. Die einmündende knopfförmige Drüse stimmt ganz mit der bei *Opisthoteuthis* überein. Ihr Lumen ist, wie auch das der ganzen Drüse, mit Secret dicht erfüllt, das sich durch seine starke Absorptionsfähigkeit für Farbstoffe von dem der Spermatophorendrüse unterscheidet.

Die Wand der NEEDHAMschen Tasche zeigt reichlicher eingelagerte Muskulatur, die auf eine energische Kontraktionsfähigkeit deutet. Sie ist, wie auch das Netz der vorspringenden Falten, mit kubischem Flimmerepithel bedeckt. Drüsenzellen fehlen völlig.

Wenn wir uns schließlich dem Paket der Anhangsdrüsen des Penis zuwenden, so mag gleich hier betont werden, daß sie in ihrem Aufbau fast völlige Übereinstimmung mit denen von *Opisthoteuthis* zeigen. Die hintere, unpaare Drüse (Textfig. 22) wird von langen Drüsenschläuchen mit verhältnismäßig weitem Lumen gebildet, die alle gegen den Mittelpunkt der Drüse konvergieren und sich, öfters mehrere gemeinsam, in den zentral gelegenen Drüsenraum öffnen. Die ganze

Drüsenmasse ist von einer kräftigen Muskellage umfaßt. Zwischen den einzelnen Drüsenschläuchen liegt nur wenig Bindegewebe mit vereinzelten Muskelfasern. Ein Querschnitt durch den hinteren Teil der Drüse, der auch die Drüsenschläuche noch quer trifft, zeigt deren dicht gedrängte Lage in beinahe regelmäßiger, bienenwabenartiger Anordnung. Das Epithel der Drüsentubuli besteht aus Cylinderzellen. Flimmerzellen fehlen völlig.

Die beiden vorderen Drüsen (Textfig. 23) zeigen etwa halbkugelförmige Gestalt. Sie sind in ihren hinteren Partien durch eine starke Bindegewebswand gut voneinander geschieden, während in ihren vorderen Teilen selbst auf Querschnitten ihre gegenseitige Begrenzung nicht genau festgestellt werden kann, da hier die trennende Bindegewebswand nur die Dicke der zwischen die einzelnen Drüsentubuli liegenden Bindegewebslage erreicht. Sie besitzen jede einen engen Ausführgang, in den die radiär zu ihm angeordneten, oft ungewöhnlich erweiterten Drüsenschläuche einmünden. Die Ausmündungsstellen der Drüsen liegen sich genau gegenüber. Auch diese beiden Drüsen sind von einer Muskelhülle zur Ejakulation ihrer Secrete umgeben, die offenbar erst durch den Reiz der durch den Penis gleitenden Spermatophoren bewirkt wird.

Der kurze, in die Mantelhöhle frei hineinragende Penis besitzt eine starke Bindegewebswand mit nur geringer eingelagerter Muskulatur. Innen ist er mit einem flimmernden Cylinderepithel bekleidet.

Wenn ich nun kurz noch einmal die Eigentümlichkeiten des Leitungsapparates hervorheben darf, so möchte ich, gestützt auf die Untersuchungen MARCHANDS, darauf hinweisen, daß die Cirroteuthiden neben *Argonauta* das Endglied einer von den Oegopsiden ausgehenden und fast in gerader Linie über die Myopsiden zu den Octopoden fortschreitenden Umbildungsreihe der einzelnen Organe darstellen. So finden wir bei den Cirroteuthiden das proximale Vas deferens auffällig verkürzt. Von der Spermatophorendrüse steht der erste Abschnitt, im Einklange mit den Octopoden und im Gegensatz zu den Decapoden, hinter den übrigen zurück. Der Rangierdrüse oder accessorischen Drüse, die eben bei den Octopoden ihre höchste Entwicklung erreicht hat, steht ein Rückbildungsprozeß bevor. Der Blindsack ist ganz geschwunden und die NEEDHAMsche Tasche endlich zeigt durch den Verlust des Wulstes und ihre Verkürzung eine Vereinfachung. Dagegen weist das Penisdivertikel durch seine Ausbildung zu den mächtigen Anhangsdrüsen eine derartige Weiterent-

wicklung auf, daß es an Bedeutung alle übrigen Teile des Leitungsapparates übertrifft.

Das Gefäßsystem.

Das Gefäßsystem entsteht nach NAEF (1910) aus Lücken im Mesoderm, die aus den angrenzenden Zellen ihre Wandung erhalten. Bei den Decapoden bedarf es zwar noch durchaus einer genaueren Untersuchung, jedoch läßt sich schon jetzt mit Sicherheit feststellen, daß ihr Gefäßsystem höher entwickelt ist als das der Octopoden, insofern, als bei letzteren die zu geräumigen venösen Blutsinus erweiterten Lücken, in welche arterielle Gefäße und periphere Venen ihr Blut ergießen, größere Venen es aber wieder dem Kreislaufe zuführen, in weit umfangreicherem Maße erhalten sind als bei den Decapoden. So finden wir nach den erst in jüngster Zeit ausgeführten Untersuchungen GRIMPES (1913) bei den Octopoden noch einen den Schlundkopf von hinten umgreifenden Sinus venosus buccalis, ferner die beiden dem Augenbulbus becherförmig anliegenden und das Ganglion opticum wie das Corpus luteum umspülenden Sinus ophthalmici und schließlich in gewaltiger Ausdehnung den als Schizocoel zu deutenden Sinus mesentericus, in dem, gleichsam in venösem Blute gebadet, die sog. hinteren Speicheldrüsen, der vordere Teil der Arteria cephalica, der Oesophagus mitsamt seiner kropfartigen Erweiterung, ferner der Muskelmagen und der Drüsenmagen liegen. Bei den Decapoden hat sich vielfach an Stelle dieser Sinus das Gefäßsystem geschlossen, so daß die arteriellen Capillaren unmittelbar in venöse übergehen. Ließen nun die Cirroteuthiden schon in andern Organsystemen eine besonders hohe Ausbildung erkennen, so stand auch beim Blutgefäßsystem eine über die Verhältnisse bei den übrigen Octopoden hinausgehende Weiterdifferenzierung zu erwarten. Ich habe daher, in der Absicht, eine möglichst erschöpfende Darstellung des Kreislaufes zu geben, gerade der Frage nach dem Vorhandensein und der Ausdehnung venöser Sinus besondere Aufmerksamkeit gewidmet.

Bei der Schilderung des Gefäßsystems werde ich im wesentlichen der Circulationsrichtung des Blutes folgen. Es sollen zunächst die venösen Blutbahnen bis zum Kiemenherzen und der dann folgende Kiemenkreislauf, der die Circulation innerhalb der Kieme und die Wege des nunmehr arterialisierten Blutes von den Kiemen zum Herzen umfaßt, beschrieben werden. Hieran knüpft sich die Schilderung des arteriellen Systems.

I. Das Venensystem.

Die beiden Armvenenringe mit den einmündenden Gefäßen.

An der Außenseite jedes Armes verlaufen seitlich in der schon von CUVIER für *Octopus* beschriebenen Lage zwei Venen, die Venae brachiales superficiales (Textfig. 10; Taf. IX, Fig. 4 *v.brach.superfic.*). Sie nehmen mit unregelmäßig angeordneten Zweigen das venöse Blut aus den äußeren Partien der Armmuskulatur, der sie bedeckenden Haut und der Umbrella in sich auf. Das Blut aus den Saugnäpfen aber wird ihnen nur zum Teil zugeführt, da, wie wir später sehen werden, zur Ableitung ihres Blutes an jedem Arme zwei besondere Venen ausgebildet sind. Die äußeren Armvenen von *Stauroteuthis* zeigen eine sehr regelmäßige Anordnung, indem sie in geradem Verlaufe nach hinten ziehen und an der Armbasis jede getrennt in die Sammelvenen einmünden, die beiderseits halbkreisförmig den Kopf umfassen und sich an der Ventralseite über den Trichter zu der mächtigen Kopfvene vereinigen. Dadurch, daß die beiden Venen auch auf der Rückenseite des Tieres, zwischen den beiden ersten Armen unmittelbar ineinander übergehen, bilden sie bei allen Octopoden einen Venenring. Ich bezeichne ihn als Circulus venosus brachialis externus. Bei *Cirroteuthis umbellata* vereinigt sich an der Armbasis jede Vena brachialis superficialis des einen Armes mit der ihr zugeordneten des Nachbararmes zu einem kurzen, gemeinsamen Stamm, dem Primitivstamm, der weiter nach hinten läuft und sein Blut in den großen, venösen Armring ergießt. Nur die beiden einander zugekehrten äußeren Armvenen des ersten und vierten Armpaares machen eine Ausnahme. Sie vereinigen sich nicht, sondern münden getrennt in den Venenring ein. Es werden demgemäß genau wie bei *Octopus* nur drei Paar Primitivstämme, Venae brachiales, gebildet, die Vena brachialis I zwischen dem ersten und zweiten Armpaar, die Vena brachialis II zwischen dem zweiten und dritten und die Vena brachialis III zwischen dem dritten und vierten Armpaar (Taf. IX, Fig. 4 *v.brach. I, II, III*). Die einander zugeordneten und getrennt in den Venenring einmündenden äußeren Armvenen des vierten Armpaares nun schließen zwischen sich die Mündung des äußeren Venenringes in die Vena cephalica ein.

Der Circulus venosus brachialis externus ist ein vor den Augen gelegenes Ringgefäß, welches den ganzen Kopf in mäandrischen Windungen umspannt. Es liegt oberflächlich der Kopfmuskulatur auf, ist also durch Wegpräparieren der Haut schon freizulegen. Nur die

beiden seitlichen der zwischen den Augen gelegenen Stämme des M. nuchalis schlagen sich über ihn hinweg, so daß er also zwischen diesen und dem als »Kopfdecke« dienenden Teil der dorsalen Leberkapsel hindurchzieht. Bei den von GRIMPE untersuchten Octopoden nimmt der äußere Armvenenring neben den äußeren Armvenen nur noch die aus den oberflächlichen Partien des Kopfes stammenden Venen auf, bei *Cirroteuthis umbellata* hingegen gibt er ein Sammelreservoir für das gesamte venöse Blut aus den Armen und dem Kopfe ab. Ähnliches gilt auch für *Stauroteuthis*.

Das venöse Blut aus den Armen wird nämlich außer von den äußeren, noch von den inneren Armvenen, den Venae brachiales profundae (Textfig. 10 und Taf. IX, Fig. 4 *v.brach.prof.*), die die inneren Muskelpartien des Armes und den käftigen Armnerv vaskularisieren, abgeleitet. Sie schmiegen sich bei *Cirroteuthis umbellata* eng den Seitenflächen des Armnerven an und durchziehen mit ihm gemeinsam den Arm in seiner ganzen Länge. Bei *Stauroteuthis* sind sie seitlich weit von dem Armnerv abgerückt. Es finden sich somit acht Paare derartiger Venen. An der Armbasis biegt jedes Venenpaar von den Seitenflächen des Armnerven nach dessen unterer, den Saugnäpfen zugekehrter Seite ab und vereinigt sich hier zu einem gemeinsamen Stamm, der Vena brachialis profunda communis (Taf. IX, Fig. 4 *v.brach.prof.com.*). Diese so gebildeten acht Venenstämme durchbrechen nach der Innenseite des Armkranzes zu die Muskulatur und münden in ein völlig geschlossenes Ringgefäß, den Circulus venosus brachialis internus, ein. Dieser liegt zwischen dem Armkranz und dem Schlundkopf in dem unter den Lippen befindlichen subepithelialen Bindegewebe, kurz vor der Commissura interbrachialis. Seine Lage entspricht also genau der des Armvenenringes der Decapoden. Bei *Stauroteuthis* ließen die inneren Armvenen keine so regelmäßige Anordnung erkennen, nur einige von ihnen vereinten sich zu Vena brachialis profunda communis.

Als letzte von den Armen kommende Venen nimmt der innere Armvenenring schließlich noch die schwachen Venen für die Saugnäpfe auf, von denen jedem Arme zwei zukommen. Ich möchte sie als Venae acetabuli (Textfig. 10, Taf. IX, Fig. 4 *v.ac.*) bezeichnen. Sie verlaufen an der Außenseite des Armes beiderseits der Basis der Saugnäpfe und empfangen jede von den einzelnen Saugnäpfen ein schwaches Gefäß, so daß also jeder Saugnapf, wie bei *Octopus*, zwei eigene Venen besitzt. Während ihres ganzen Verlaufes anastomosieren die Saugnapfvenen reichlich mit den Venae brachiales superficiales, so

daß es, namentlich in den vorderen Partien des Armes zweifelhaft ist, ob man es mit selbständigen Venen oder nur mit einem Teile des an Anastomosen reichen Verzweigungssystems der äußeren Armvenen zu tun hat. An der Armbasis vereinigen sich, entsprechend den letzteren, je zwei zugeordnete Saugnapfvenen benachbarter Arme zu einem kurzen Stamm. Es befindet sich somit regelmäßig zwischen je zwei Armen ein derartiger Stamm, der dann in den inneren Armvenenring einmündet. Nur zwischen den beiden ventralen Armen vereinigen sich die Saugnapfvenen nicht, sondern münden getrennt ein. Auch diese Venen zeigten bei *Stauroteuthis* in bezug auf ihre Vereinigung keine so regelmäßige Anordnung. Mehrere feine, aus den Lippen kommende und von hinten in den inneren Armvenenring einmündende Gefäße sollen nur nebenbei erwähnt werden.

Aus dem inneren Venenring wird das Blut bei *Cirroteuthis umbellata* beiderseits durch ein Gefäß, den Ductus communicans (Taf. IX, Fig. 4 *duct.comm.*), der zwischen dem dritten und vierten Arm verläuft, in die Vena brachialis III abgeleitet und somit dem äußeren Armvenenringe zugeführt. Bei *Stauroteuthis* finden sich drei Paare derartiger Ductus communicantes. Sie verlaufen zwischen dem ersten und zweiten, dem zweiten und dritten und schließlich zwischen dem dritten und vierten Armpaar.

In der Ausbildung eines zweiten, inneren Armvenenringes stehen die beiden von mir untersuchten Formen bis jetzt unter den Cephalopoden einzig da. Jedenfalls führen bei den Octopoden nach den Untersuchungen Grimpes die Venae brachiales profundae ihr Blut in die Vena perioesophagealis, ab, die ihrerseits eine Verbindung zwischen Buccalsinus und Mesenterialsinus herstellt. Über die inneren Armvenen finden sich bei Meyer keine Angaben. Jedoch glaube ich an ihrem Vorhandensein nicht zweifeln zu dürfen, da sie ja den Dibranchiaten allgemein zukommen. Ob ein innerer Armvenenring vorhanden ist, könnte dagegen zweifelhaft erscheinen. Da aber zwischen *Opisthoteuthis* und *Cirroteuthis* in allen Organsystemen eine auffallende Ähnlichkeit besteht, so läßt sich auch hier die Ausbildung eines derartigen Ringgefäßes vermuten. Folgende Angaben Meyers sind vielleicht dazu angetan, meine Annahme zu bekräftigen. Er schreibt: »Im inneren (der Mundöffnung genäherten) Teile des Armkranzes läuft zwischen zwei Armen eine Vene, die sich bis zur Basis der Arme (also bis zur Mundöffnung, wie auch aus der Fig. 14 hervorgeht) verfolgen läßt, mit Ausnahme der beiden Arme des ersten Armpaares.« Aus der weiteren Schilderung und der Abbildung geht klar hervor, daß

sie von Gefäßen entspringen, welche den von mir als Venae brachiales I, II, III bezeichneten Primitivstämmen genau entsprechen. Ihre Gleichartigkeit in Ursprung und Verlauf mit den Ductus communicantes von *Stauroteuthis* ist offenbarlich und macht es sehr wahrscheinlich, daß auch bei *Opisthoteuthis* ein innerer Armvenenring vorhanden ist.

Aus den äußeren Partien des Kopfes wird das Blut durch die Venae supraorbitales und die Venae circumorbitales dem äußeren Venenring zugeführt. Die beiden feinen Venae supracephalicae (Taf. IX, Fig. 4 *v.supraceph.*), die ihm das Blut aus dem M. nuchalis und der darunter liegenden »Kopfdecke« zuführen, mögen nur nebenbei erwähnt werden. Die paarigen Venae supraorbitales (Taf. IX, Fig. 4 *v.supraorb.*) sammeln das Blut aus der, die Dorsalseite des Auges bedeckenden Haut und aus den seitlichen Partien der »Kopfdecke« und münden, von hinten kommend, zwischen den Venae brachiales I und den sich nicht zu einem Primitivstamm vereinigenden äußeren Armvenen des ersten Armpaares in den äußeren Armvenenring ein. Das Vascularisationsgebiet der Venae circumorbitales (Taf. IX, Fig. 4 *v.circumorb.*) dagegen erstreckt sich auf den, die ventrale Fläche des Auges bedeckenden Hautkomplex und auf die Hautpartien des vorderen dorsalen Teiles des Mantels. Sie verläuft, vom hinteren Pole des Auges kommend, unter diesem an der seitlichen Wand der Statocystenkapsel dicht unter der Ansatzstelle des Augenknorpels nach vorn und mündet zwischen den Venae brachiales II und III in den äußeren Armvenenring ein. An der Vascularisation des Trichters, wie sie es bei den Octopoden tut, beteiligt sie sich also nicht, wohl aber nimmt sie von ventral her einen Ast aus der seitlichen Partie der an der Statocystenkapsel ansetzenden muskulösen Leberkapsel auf.

In der Ausbildung dieser drei Gefäße stimmt *Stauroteuthis* genau mit *Cirroteuthis umbellata* überein.

Das Blut aus den inneren Partien des Kopfes wird bei den Octopodiden in dem Sinus venosus buccalis und in den Sinus ophthalmici gesammelt. Bei *Stauroteuthis* und *Cirroteuthis umbellata* spielen diese Sinus nur eine untergeordnete Rolle, an ihre Stelle ist zum Teil ein Venennetzwerk getreten. An Stelle des den Schlundkopf von hinten becherförmig umfassenden Sinus buccalis, der bei den Octopoden sämtliches Blut aus den Pharynx sammelt und es zum Teil durch die Vena perioesophagealis dem Mesenterialsinus, zum Teil durch den Ductus reuniens in die Vena cephalica abführt, haben sich bei den von mir untersuchten Formen weit verwickeltere Verhältnisse

herausgebildet, die aber ganz bestimmte Beziehungen zu den Octopodiden nicht verkennen lassen. *Stauroteuthis* spielt hier eine vermittelnde Rolle zwischen den Octopodiden und *Cirroteuthis umbellata*. Bei ihm ist der Sinus buccalis stark eingeengt, nur die beiden kleinen, allein die vorderen Speicheldrüsen umfassenden Sinus glandulae salivalis anterioris (Taf. VIII, Fig. 2 *sin.gl.sal.ant.*) sind noch erhalten, jedoch deutet ein, namentlich auf der Dorsalseite des Schlundkopfes in der Nähe des Austritts des Oesophagus reich entwickeltes und die beiden Sinus verbindendes venöses Netzwerk auf ihre Abstammung vom Sinus buccalis hin. Aus diesen Sinus geht beiderseits des Oesophagus je eine Vene hervor, die sich an der Unterseite der Speiseröhre innerhalb des nervösen Schlundringes zu der Vena suboesophagealis (Taf. VIII, Fig. 2 *v.suboes.*) vereinigen. Die Homologie dieser Vene mit der Vena perioesophagealis der Octopodiden ist, auch infolge ihrer Ausmündung bei *Cirroteuthis umbellata*, unverkennbar. Bei diesem Tiere ist der Sinus buccalis, wohl auch infolge der Verlagerung der vorderen Speicheldrüsen in die Muskelmasse des Pharynx, völlig geschwunden. Die Vena suboesophagealis (Taf. VIII, Fig. 3 *v.suboes.*) empfängt also ihr Blut aus einem in den hinteren Partien des Schlundkopfes ausgebildeten Venennetze und ergießt es, nach kurzem Verlaufe an der Unterseite des Oesophagus, in den Sinus der hinteren Speicheldrüse, nicht ohne vorher einen feinen Ast vom Oesophagus aufzunehmen.

Dieser Sinus glandulae salivalis posterioris (Taf. VIII, Fig. 3 und Taf. IX, Fig. 4 *sin.gl.sal.post.*) birgt in sich nur die hintere Speicheldrüse. Bei *Stauroteuthis* fehlt er natürlich, da hier eine hintere Speicheldrüse nicht vorhanden ist. Er ist offenbar der Rest der vorderen Partie des bei den Octopodiden so gewaltig ausgebildeten Sinus mesentericus. Als letztes, unscheinbares Rudiment der hinteren Partien dieses Sinus möchte ich einen Bindegewebsstrang deuten, in den sich die Wand des Speicheldrüsensinus auszieht, und der zwischen Oesophagus und Leber nach hinten bis in die Gegend des Magens verläuft.

Meyer beschreibt für *Opisthoteuthis* ein ihm »in seinem Bau und in seiner Bedeutung rätselhaft gebliebenes Organ, das unter dem Oesophagus vor dem Magen und zwischen dem Leberlappen liegt und dessen einer der drei Zipfel sich unter dem Oesophagus entlang nach vorn bis zum Gehirn« auszieht. Er spricht die Vermutung aus, »daß wir es mit dem Überrest des alten Dottersackes zu tun haben, bzw. mit dem obliterierten vorderen Teile des großen venösen Sinus«. Die-

ses »rätselhafte Organ« entspricht in seiner Lagebeziehung genau dem von mir bei *Cirroteuthis umbellata* aufgefundenen Bindegewebsstreifen, der vorn in die Wandung des Speicheldrüsensinus übergeht, und den ich daher als Rudiment des gesamten mittleren und hinteren Teiles des Mesenterialsinus erklären möchte. Bei *Opisthoteuthis* freilich, wo ja die hinteren Speicheldrüsen fehlen, dürfte er als Rest des ganzen Mesenterialsinus aufzufassen sein, denn MEYERS Annahme, daß ein venöser Sinus vorhanden sei, der »sich auf die Magen und auf die nächste Umgebung beschränkt«, scheint mir nach meinen Befunden an *Cirroteuthis umbellata* und *Stauroteuthis* hinfällig geworden zu sein.

Der Sinus buccalis der Octopodiden steht fernerhin durch den Ductus reuniens mit der suprainfundibularen Erweiterung der Vena cephalica in Verbindung. Ein ihm entsprechendes Gefäß stand auch für die Cirroteuthiden zu erwarten. Ich bezeichne es, da namentlich bei *Cirroteuthis umbellata* der Name Ductus unangebracht wäre, als Vena pharyngealis inferior (Taf. VIII, Fig. 2, 3; Taf. IX, Fig. 4 *v.phar.inf.*), mit der Bemerkung, daß auch in der Ausbildung dieses Gefäßes *Stauroteuthis* die Mitte hält zwischen den Octopodiden und *Cirroteuthis umbellata.* Es geht bei *Stauroteuthis* ebenfalls aus der Vereinigung der aus den Sinus glandulae salivalis anterioris kommenden Venen hervor, welche die Vena suboesophagealis bilden, zieht an der Hinterseite des Schlundkopfes, dann an der Vorderwand der Statocystenkapsel hinab zur suprainfundibularen Erweiterung der mächtigen Kopfvene. Daß es tatsächlich dem Ductus reuniens homolog ist, geht außer aus der vollkommen gleichartigen Ausmündung auch daraus hervor, daß es aus den beiden Sinus glandulae salivalis anterioris je einen kräftigen Zweig aufnimmt. Außerdem führen in dieses Gefäß noch Venen, die aus der ventralen Muskelmasse des Schlundkopfes hervorkommen, ihr Blut ab. Die des weiteren gleich zu beschreibenden, in die Vena pharyngealis inferior einmündenden Venae cerebro-ophthalmicae ermöglichen uns eine sichere Wiedererkennung der ersteren auch bei *Cirroteuthis umbellata.* Hier ist nämlich dieses Gefäß (Taf. IX, Fig. 4 und Taf. VIII, Fig. 3 *v.phar.inf.*) ziemlich schwach entwickelt und tritt, obgleich ursprünglich das Hauptgefäß, nur als Seitenast der linken Vena cerebro-ophthalmica auf, der sich auf der Unterseite des Schlundkopfes verzweigt.

Die Venae cerebro-ophthalmicae selbst (Taf. IX, Fig. 4 und Taf. VIII, Fig. 2, 3 *v.cer.-ophth.*) sind zwei ansehnliche Gefäße, die, wie ihr Name schon sagt, das venöse Blut aus dem Gehirn und den Augen

abführen, und zwar bei *Stauroteuthis* wie eben erwähnt, in die Vena pharyngealis inferior (= Ductus reuniens), bei *Cirroteuthis umbellata* aber in den äußeren Armvenenring selbst.

Das Blut im Auge wird capillar gesammelt und durch fünf bis sechs Venen, deren Verzweigung und Verlauf ich nicht weiter untersucht habe, dem Augensinus zugeführt.

Der Sinus ophthalmicus (Taf. IX, Fig. 4 *sin.ophth.*), von dessen Vorhandensein und Ausdehnung ich mich auf Schnitten genau überzeugt habe, ist in seinem Umfang stark eingeengt. Er faßt nur den »weißen Körper« in sich, dessen Formen er sich gut anschmiegt. Das Ganglion opticum liegt im Gegensatz zu den Octopoden bei beiden Formen außerhalb, da es ja in der Kopfhöhle gelegen ist, während der »weiße Körper« weit von ihm entfernt in der Orbita sich dem Augenbulbus anlagert.

Aus dem Augensinus wird etwa die Hälfte des Blutes durch die Vena cerebro-ophthalmica abgeleitet, deren beide Äste (Ramus anterior und Ramus posterior, Taf. IX, Fig. 4) mit den Retinanerven gemeinsam die Orbita durch das große in die Kopfhöhle führende Foramen verlassen und dann vor, bzw. hinter dem Augenganglion auf der Statocystenkapsel medianwärts bis in die Nähe des Hirnes verlaufen, wo sie sich dann vereinigen. Die aus der Vereinigung hervorgegangene Vene biegt etwa an der Grenze des Fuß- und Armganglions nach hinten um und zieht bei *Stauroteuthis* zur Vena pharyngealis inferior, bei *Cirroteuthis umbellata* an der Vorderseite der Statocystenkapsel hinab zum äußern Armvenenring, in den sie einmündet, kurz bevor dessen beide Schenkel sich zur Vena cephalica vereinigen.

Während ihres Verlaufes am Hirn nimmt die Vena cerebro-ophthalmica bei *Stauroteuthis* eine verhältnismäßig kräftige Vene auf, die Vena cerebri. Diese empfängt Zweige in außerordentlich reicher Zahl von der gesamten Supraoesophagealportion des Hirnes, vom Visceral- und Pedalganglion und ferner einen ansehnlichen Ast, der aus dem Foramen cerebri hervorkommt und scheinbar sich auf dem den nervösen Ganglienring durchziehenden Oesophagus aufzweigt, in Wirklichkeit aber in beiden von mir untersuchten Fällen sich auf der Innenseite des Brachialganglions reichlich verzweigt. Er nimmt von vorn her die Vena pharyngealis superior auf, deren Verbreitungsgebiet auf der gesamten dorsalen Fläche wie einem Teile der Seitenflächen des Pharynx liegt, und die dicht über den Nerven des ersten Armes seitlich am Schlundkopf verläuft.

Bei *Cirroteuthis umbellata* ist die Vena cerebri (Taf. VIII, Fig. 1, Taf. IX, Fig. 4 *v.cer.*) weniger mächtig entwickelt und nimmt außer der Vena pharyngealis superior nur noch Äste vom Brachialganglion und der Oberschlundmasse des Gehirns auf. Die feinen Venen, welche das Pedal- und Visceralganglion versorgen, münden unmittelbar in den hinteren Ast der Vena cerebro-ophthalmica ein (Taf. VIII, Fig. 1).

Da ferner, wie wir gesehen haben, bei *Cirroteuthis umbellata* dem Sinus der hinteren Speicheldrüse die rückwärtige Verbindung mit der Vena cava fehlt, wie sie bei den Octopodiden durch den Sinus mesentericus und die Venae mesentericae (Peritonealtuben Milne Edwards) gebildet wird, so wird sein Blut durch ein zu beiden Seiten von ihm abgehendes Venenpaar, die Venae glandulae salivalis posterioris (Taf. VIII, Fig. 1, 3, Taf. IX, Fig. 4 *v.gl.saliv.post.*), in die nahe vorüberstreichenden Venae cerebro-ophthalmicae entleert. Bei *Stauroteuthis*, dem ja die hintere Speicheldrüse fehlt, stellen die in Rede stehenden Venen nun einfach ein Verbindungsgefäß zwischen den beiden Venae cerebro-ophthalmicae dar, in das von vorn herkommend natürlich die Vena suboesophagealis einmündet, welche bei *Cirroteuthis umbellata* ihr Blut ja in den Sinus der hinteren Speicheldrüse ergießt.

Wir haben nun die Vena cerebro-ophthalmica mit allen ihren Verzweigungen kennen gelernt. Es handelt sich jetzt darum, den morphologischen Wert dieses namentlich bei *Cirroteuthis umbellata* so eigenartigen Gefäßes kennen zu lernen. Es ist offenbar aus der Vena pharyngo-ophthalmica der Octopodiden hervorgegangen. Diese entspringt aus dem Sinus ophthalmicus, durchbohrt (nach Grimpe, S. 572) den Scleroticalknorpel und den ihm an dieser Stelle anliegenden Kopfknorpel und erreicht das Gehirn an der breiten Commissura lateralis posterior. Nun biegt die Vene nach vorn ab und dringt schließlich durch das vor der hinteren Lateralcommissur gelegene Foramen cerebri in die Tiefe, um ihr Blut der Vena perioesophagealis zuzuführen. Vorher geht sie jedoch regelmäßig noch eine Anastomose mit einer kleinen Vene ein, die auf dem Pedal- und Brachialganglion sich ausbreitet (Vena ganglii pedalis) und in den Ductus reuniens einmündet, der seinerseits eine Kommunikation mit der Vena cephalica herstellt. Durch diese Anastomose ist also auch bei den Octopodiden eine Blutbahn offen, die genau dem Wege der Vena cerebro-ophthalmica von *Stauroteuthis* entspricht. Immerhin scheint sie nur von nebensächlicher Bedeutung zu sein. Sie wird jedoch zum Hauptgefäß in einem ebenfalls von Grimpe beschriebenen abnormen Falle, indem »die von

Sinus ophthalmicus kommende Vena pharyngo-ophthalmica mit allen ihren Zweigen einen Teil der Vena ganglii pedalis darstellte. Die Kommunikation mit der Vena perioesophagealis unterblieb in diesem Falle völlig«. Dieser abnorme Fall repräsentiert aber nichts andres als das typische Verhalten bei *Stauroteuthis*. Auch hier erreicht die Vena cerebro-ophthalmica den Oesophagus nicht mehr und leitet ihr Blut nach vorn ab in die dem Ductus reuniens entsprechende Vena pharyngealis inferior. Daß die Vena cerebro-ophthalmica von *Cirroteuthis umbellata* der von *Stauroteuthis* homolog ist, leuchtet von selbst ein, auch wenn sie getrennt und selbständig in den äußeren Armvenenring einmündet.

Das Homologon der Vena cerebro-ophthalmica ist bei *Opisthoteuthis* in der Vena anterior zu sehen.

Endlich ist noch eine Blutbahn zu beschreiben, die den Augensinus unmittelbar mit dem äußeren Armvenenring verbindet, nämlich die Vena ophthalmica (Taf. IX, Fig. 4 *v.ophth.*). Sie ist bei *Cirroteuthis umbellata* wie bei *Stauroteuthis* in gleicher Weise ausgebildet. Vom Augensinus zweigt sie sich an dessen unterem Ende ab, nimmt eine von den ventralen Partien des radiären Augenmuskels und vom Corpus epitheliale kommende Vene auf, durchbricht dann den Augenknorpel an seiner Ventralseite und läuft nun schräg nach unten vorn auf den Venenring zu, in den sie zwischen der Vena circumorbitalis und der Vena brachialis II einmündet, nicht ohne vorher noch ein Gefäß aus dem Sphincter oculi aufzunehmen. Bei *Opisthoteuthis* ist sie als Vena orbitalis in ganz entsprechender Ausbildung vorhanden. Ich glaube, sie mit Recht als Homologon der Vena ophthalmica der Octopodiden in Anspruch nehmen zu können, denn ihre Einmündung in den äußeren Venenring anstatt in die suprainfundibulare Erweiterung scheint mir einfach durch das weite Auseinanderrücken der Augen bedingt zu sein.

Verlauf und Verästelung der Vena cephalica.

Das gesamte, im Circulus venosus brachialis externus gesammelte Blut wird in die mächtige Kopfvene (Taf. IX, Fig. 4 *v.ceph.*) ergossen. Diese zeigt vorn eine leichte Anschwellung, die suprainfundibulare Erweiterung. Sie läuft, von den vorderen Portionen des M. depressor infundibuli flankiert und von den Muskeln des Trichters überwachsen, an der Unterseite der Statocystenkapsel nach hinten und zieht dann auf der Ventralseite der Leberkapsel entlang, bis sie sich bei ihrem Eintritt in die Nierensäcke in die beiden Venae cavae gabelt. Ihr

Verlauf ist zunächst genau median, später aber weicht sie dem median gelegenen Enddarm aus, so daß sie bei *Stauroteuthis* in voller Übereinstimmung mit den Octopoden asymmetrisch links vom Enddarm zu liegen kommt. Bei *Cirroteuthis umbellata* aber weicht sie auffallenderweise nach rechts vom Enddarm aus. Diese rechtsseitige Lage bei *Cirroteuthis umbellata* ist umso bemerkenswerter, als bei den Octopoden durchgängig die linksseitige das Normale ist, im Gegensatz zu allen Oegopsiden, bei denen die Vena cephalica »stets in weitem rechtsseitigem Bogen die Leber umkreist« (Chun, 1910). Noch größere Bedeutung aber erlangt das Verhalten von *Cirroteuthis umbellata* durch den Nachweis Naefs (1910), daß die Lage der Kopfvene rechts, bzw. links vom Enddarm nicht auf einer zufälligen Verschiebung durch das Rectum herrührt, sondern entwicklungsgeschichtlich, nämlich durch den Schwund des linken, bzw. rechten Hohlvenenschenkels zu erklären ist. Gegen eine rein zufällige, individuelle Abweichung der Lage der Vene bei dem von mir untersuchten Exemplare spricht das Verhalten seiner Genitalarterie (siehe Herz).

Reinhardt und Prosch erwähnen die Vena cephalica von *Cirroteuthis Mülleri* leider überhaupt nicht, auch bei Meyer finden sich für *Opisthoteuthis* keine Angaben über ihre Lage. Es ist mir deshalb unmöglich, anzugeben, ob die rechtsseitige Lage und somit der Schwund des linken Hohlvenenschenkels unter den Cirroteuthiden weiter verbreitet ist.

Die suprainfundibulare Erweiterung ist durch Semilunarklappen vom übrigen Teil der Vena cephalica abgegrenzt und soll als Organ der Druckregulation dienen. Sie nimmt drei Gefäße aus dem Trichter auf: ganz vorn, zwischen den beiden Schenkeln des einmündenden Armvenenringes die unpaare Vena infundibuli propria (Taf. IX, Fig. 4 *v.infund.propr.*), darauf folgen die paarigen, seitlich einmündenden Venae infundibuli laterales. (Taf. IX, Fig. 4 *v.infund.lat.*), die beide, wie schon ihr Name sagt, das venöse Blut aus dem Trichter abführen. Dicht hinter dem letztgenannten Venenpaar mündet die ebenfalls paarige Vena m. depressoris infundibuli (Taf. IX, Fig. 4 *v.m.depr.infund.*) in die Kopfvene ein und führt dieser das venöse Blut aus dem Herabzieher des Trichters, aber auch aus den seitlichen Partien der Leberkapsel zu. *Cirroteuthis* und *Stauroteuthis* stimmen in der Ausbildung aller dieser eben genannten Venen mit den Octopodiden völlig überein.

In ihrem weiteren Verlauf unter der Leberkapsel nimmt nun die Kopfvene bei den Octopoden von oben her die mächtige, aber kurze

Vena hepatica auf. Bei beiden von mir untersuchten Formen fehlt ein derartig gelegenes unpaares Gefäß vollständig. Die weitere Ausführung wird beweisen, daß bei ihnen die beiden Venae mesentericae die Vascularisation der Leber mit übernehmen. Dagegen sind wieder in voller Übereinstimmung mit den Octopodiden die an die Unterseite der Kopfvene herantretende Vena analis (Taf. IX, Fig. 4 *v.an.*) und Vena m. pallii mediani (Taf. IX, Fig. 4 *v.musc.pall.med.*) vorhanden. Die Vena analis verzweigt sich reichlich auf der ganzen Länge des Enddarms, empfängt aber noch Äste von dem Ausfuhrgange der Geschlechtsprodukte und von dessen Drüsen. Die Vena m. pallii mediani läuft auf der Kopfvene erst eine kurze Strecke nach hinten und biegt dann ventral zu dem schwachen M. adductor pallii medianus ab, den sie in seiner ganzen Länge durchzieht. Sie verzweigt sich außerdem in den angrenzenden Mantelpartien und am hinteren Pole der Mantelmuskulatur. Ihre Funktion stimmt also mit der Vena m. pallii mediani der Octopodiden vollständig überein.

Die Venae cavae mit den einmündenden Gefäßen und das Kiemenherz.

Kurz nach Aufnahme der Vena m. pallii mediani teilt sich die Kopfvene in die beiden Hohlvenen, die Venae cavae (Textfig. 16; Taf. IX, Fig. 4 *v.cav.*), die sogleich in die Harnsäcke eindringen. Während ihres Verlaufs in den Nierensäcken beschreiben sie einen weiten, nach vorn offenen, halbkreisförmigen Bogen. An ihrer Dorsalseite sind sie mit der Nierensackwand fest verwachsen, und ihre gesamte in den Nierensack vorragende Wand ist mit den sog. Venenanhängen bedeckt, wie wir gesehen haben, harnausscheidenden Organen, deren baumförmig verzweigtes Lumen mit der Hohlvene in offener Verbindung steht. In Übereinstimmung mit den Octopodiden kommen bei *Cirroteuthis* und *Stauroteuthis* derartige Venenanhänge ferner nur noch den Venae mesentericae zu.

Die Venae mesentericae (Textfig. 16 und Taf. IX, Fig. 4 *v.mes.*) sind recht ansehnliche Gefäßstämme. Sie sind während ihres Verlaufes in den vorderen Abteilungen der Nierensäcke ebenfalls mit deren dorsaler Wand fest verbunden, während sie bei den von Grimpe untersuchten Octopoden »nirgends mit der Harnsackwand in fester Verbindung stehen, sondern rings herum Venenanhänge tragen«. Aber in einem weit wichtigeren Punkte weichen sie in ihrem Verhalten noch von dem der Octopodiden ab. Bei diesen stellen sie eine unverzweigte Verbindung mit dem gewaltig entwickelten Sinus mesente-

ricus her, in welchem der weitaus größte Teil des Verdauungsapparates (Speicheldrüsen, Oesophagus, Magen) gelegen ist, und dem durch die Vena genitalis ferner das Blut aus der Gonade zugeführt wird. Bei *Cirroteuthis umbellata* und bei *Stauroteuthis* ist, wie wir gesehen haben, der Sinus mesentericus bis auf den kleinen Speicheldrüsensinus, bzw. vollständig geschwunden. An seine Stelle ist das Verzweigungssystem der Venae mesentericae getreten, das sich auf den Oesophagus, den Kau- und Drüsenmagen und den Mitteldarm erstreckt. Statt des offenen Kreislaufes finden wir hier also einen geschlossenen, bei dem die arteriellen Capillaren unmittelbar in die venösen übergehen. Selbst die Vascularisation der Leber liegt bei beiden Formen den Mesenterialvenen ob. Sie empfangen von dieser gewaltigen Drüse Stämme, die durch die Vereinigung zahlreicher, in der Drüsenmasse baumförmig verästelter Venen zustande kommen und die durch die dünne, bindegewebige Hülle der Leber deutlich zu erkennen sind (Textfig. 5). — Meyer konnte bei der Untersuchung dieser Verhältnisse zu keinem bestimmten Ergebnis gelangen, da er aber die Venae mesentericae als Venae cavae hepaticae bezeichnet, schien er doch der Ansicht zuzuneigen, daß sie auch die Vascularisation der Leber übernehmen. *Cirroteuthis umbellata* und *Stauroteuthis* stehen in diesem Verhalten in direktem Gegensatze zu den Octopoden, bei denen ja »die Peritonealtuben mit der Leber nicht das geringste zu tun haben« (Grimpe).

Von ganz besonderem Interesse ist nun, daß bei *Cirroteuthis umbellata* und bei *Stauroteuthis* in die rechte Vena mesenterica als kräftiger Ast die Vena genitalis (Taf. IX, Fig. 4 *v.genit.*), von der Keimdrüse und der Wand der Gonadenhöhle kommend, herantritt. Wie schon erwähnt, mündet sie bei den Octopoden in den hinteren Teil des Sinus mesentericus ein. Jedoch kommen hier Anomalien vor, indem sie zuweilen ihr Blut in die rechte Peritonealtube ergießt. Aus diesem, bei *Eledone* sogar nicht einmal seltenen Verhalten schloß Grimpe, »daß die rechte Peritonealtube der Octopoden der Vena genitalis der Decapoden homolog ist«. Meine Befunde an *Cirroteuthis umbellata* und *Stauroteuthis* bestätigen diesen Schluß aufs entschiedenste. — Bei *Opisthoteuthis* erwähnt Meyer die Vena genitalis leider überhaupt nicht, denn das von ihm als Vena genitalis bezeichnete Gefäß ist als Ast der Mantelvene ganz offensichtlich dem Ramus gonoducalis der Octopodiden homolog.

Wie aus den vorliegenden Ausführungen hervorgeht, wird der bei weitem größte Teil des venösen Blutes durch die mit Venenan-

hängen bedeckten Venae cavae und Venae mesentericae geleitet und ihm somit Gelegenheit gegeben, Excrete auszuscheiden. Nur die, freilich nicht unbeträchtlichen, Blutmassen, welche durch die Venae palliales (Taf. IX, Fig. 4 *v.pall.*) gesammelt werden, sind davon ausgeschlossen, da die Mantelvenen erst in die Hohlvenen einmünden, nachdem diese den Harnsack verlassen haben, also dicht vor ihrem Eintritt in die Kiemenherzen. Die Venae palliales sind ansehnliche Gefäße, die im Dienste der Vascularisation des Mantels und der Flossen stehen und die das Vas efferens der Kiemenmilz, die Vena branchio-lienalis (Taf. IX, Fig. 4 *v.branch.lien.*), in sich aufnehmen. Die Hauptmasse ihres Blutes beziehen sie aus den Flossen, aus denen es durch die Vena pinnalis (Taf. IX, Fig. 4 *v.pinn.*) abgeleitet wird, die entstanden ist durch die Vereinigung von drei stärkeren und zwei schwächeren Venen, die sich auf der Ober- und Unterseite der Flosse reich aufzweigen. Die Vena pinnalis verläßt die Flosse am Vorderrande ihrer Basis und verläuft vor den Enden der Flossenstütze dorsal über die Kiemenarterie hinweg medianwärts. Nun vereinigt sich mit ihr der Ramus stellatus (Taf. IX, Fig. 4 *r.stell.*), der von der seitlichen Partie des Mantels kommt. Kurz darauf empfängt sie ein zweites venöses Gefäß, das die mehr dorsalen Mantelteile versorgt. Ferner mündet in die Mantelvene der allerdings nur linksseitig, entsprechend der nur einseitigen Entwicklung der Geschlechtsausführwege, ausgebildete Ramus gonoducalis ein, der einen Teil des venösen Blutes aus den accessorischen Drüsen des Penis ableitet (Taf. IX, Fig. 4 *r.gonod.*). Schließlich empfängt die Mantelvene dicht vor den Kiemenherzen noch eine Vene, die der Innenseite des hufeisenförmig gekrümmten Rückenknorpels entlang zieht und bis zu dessen hinterem Pole zu verfolgen ist. Sie nimmt mehrere feinere Zweige aus der Mantelmuskulatur auf. Die Mantelvene läuft nun an der Innenseite des Kiemenherzens nach hinten, bis sie die Hohlvene erreicht.

Die Kiemenherzen (Textfig. 15; Taf. IX, Fig. 4 *c.branch.*), in die die beiden Hohlvenen einmünden, liegen dicht hinter der Kieme und kurz vor den Enden der Flossenstütze, unmittelbar unter der Haut des Eingeweidesackes. Sie stellen elliptische, etwa in der Längsrichtung des Tieres gelegene bleigraue bis bläuliche Körper dar, und ragen nicht, wie bei den Decapoden, in die Visceropericardialhöhle vor, in welcher nur der auf der Rückenseite des Kiemenherzens befestigte Kiemenherzanhang gelegen ist. Die Mündung der Vena cava ins Kiemenherz wird von einem ins Herzlumen vorragenden Klappenpaar umsäumt. Das Lumen selbst stellt eine große Blutlacune dar, von

der sich kleinere, verzweigte Lacunen in dem spongiösen Gewebe der Herzwandung abgliedern. Eine von ihnen dringt sogar in die Pericardialdrüse ein, wie dies GRIMPE auch schon für die Octopoden beschrieben hat. In ihrem histologischen Aufbau stimmt die Kiemenherzwandung vollkommen mit der von *Opisthoteuthis* überein, so daß ich, wie auch wegen der excretorischen Tätigkeit des Kiemenherzens nur auf MEYER und GRIMPE zu verweisen brauche.

Der Kiemenkreislauf.

Über die Anordnung und den Verlauf der Gefäße innerhalb der Kieme sind wir bei den Decapoden wie bei den Octopoden durch die Arbeiten JOUBINS (1885) und SCHAEFERS (1904) wohlunterrichtet, ja selbst für *Cirroteuthis umbellata* liegt von dem ersteren dieser beiden Forscher eine Beschreibung des gröberen Gefäßverlaufes innerhalb der Kieme vor (JOUBIN, 1900, S. 25—26, Taf. III, Fig. 1, 3—5). Da jedoch hiernach *Cirroteuthis umbellata* in seiner Gefäßanordnung ganz ungewöhnlich stark von den übrigen Cephalopoden abweichen soll, und ferner diese Angaben, wie JOUBIN selbst hervorhebt, nur auf eine rein äußerliche Betrachtung der Kieme und ihrer Blättchen gestützt sind, so lag es für mich nahe, an der Hand von Schnittserien ihre Richtigkeit nachzuprüfen. Wenn es mir nun auch am nicht injizierten Material nur möglich war, den gröberen Gefäßverlauf festzustellen, so zeigt es sich doch schon hierin, daß sich *Cirroteuthis umbellata* in der Anordnung seiner Kiemengefäße bei weitem nicht so stark von den übrigen Cephalopoden unterscheidet, wie dies JOUBIN annimmt. Immerhin finden sich mancherlei auffallende Eigentümlichkeiten, so daß es sich wohl verlohnen dürfte, etwas näher darauf einzugehen.

Die aus dem Kiemenherzen entspringende Kiemenarterie (Textfig. 14 *art.branch.*) verläuft wie gewöhnlich innerhalb des Aufhängebandes der Kieme, oberhalb der Kiemenmilz (nicht unter ihr, wie dies JOUBIN in Fig. 4 und 5 darstellt), und gibt an die einzelnen Kiemenblättchen die Vasa afferentia erster Ordnung (Textfig. 14 *vas.aff. I*) ab. Diese treten aber im Gegensatz zu *Octopus* unmittelbar an die Basis der Kiemenblättchen heran und ziehen zu deren Spitze hinab, was einfach dadurch bedingt wird, daß der sog. Kiemenkanal fehlt, und daß das die Kiemenmilz bergende Aufhängeband zwischen die beiden Reihen der Kiemenblättchen hineingeschoben ist. Letztere sind also wie bei *Nautilus* an ihrem inneren Rande mit ihm fest verwachsen. Die Strömungsrichtung des Blutes in den Vasa afferentia erster Ordnung

ist also der der Octopoden entgegengesetzt und stimmt mit *Nautilus* überein. Von einer Gabelung dieses Gefäßes aber in einen oberen und unteren Ast, wie dies JOUBIN beschreibt und in Fig. 4 *Pl III* abbildet, kann nicht die Rede sein. Von den zuführenden Gefäßen der Kiemenblättchen entspringen wechselseitig die Vasa afferentia zweiter Ordnung (Textfig. 14 *vas.aff. II*), die innerhalb der Kiemenelemente zweiter Ordnung verlaufen, auf deren Oberfläche durchtreten und sich in die Elemente dritter Ordnung verzweigen. Weiter ließ sich die Verästelung nicht verfolgen.

Das arterielle Blut wird durch die Vasa efferentia höherer Ordnung den Vasa efferentia erster Ordnung (Textfig. 14 *vas.eff. I*) zugeführt; erst diese ließen sich mit Sicherheit feststellen. Sie verlaufen bei *Nautilus* und den Decapoden ganz oberflächlich am Kamm der Kiemenblättchen, bei den Octopoden aber sind sie mehr in das Innere verlegt worden. Sie verstreichen hier mitten in der bindegewebigen Membran, welche die Elemente erster Ordnung in zwei gleichartige Teile zerlegt (SCHAEFER). Bei *Cirroteuthis umbellata* nun sind sie noch weiter als bei den Octopoden in die Tiefe gerückt, indem sie unmittelbar über den Vasa afferentia erster Ordnung verlaufen, von dessen abgehenden Zweigen sie beiderseits umfaßt werden. Die zuführenden und ableitenden Gefäße der Kiemenblättchen verlaufen somit an deren Innenrande. Dies Verhalten scheint für die Familie der Cirroteuthiden charakteristisch zu sein, denn MEYER beschreibt es auch für *Opisthoteuthis*. Die Kiemenvene (Textfig. 14 und Taf. IX, Fig. 4 *v.branch.*), in welche sich die Vasa efferentia erster Ordnung ergießen, zeigt natürlich eine entsprechende Verlagerung in die Tiefe. Während sie gewöhnlich an der Oberfläche des Kiemenkammes verstreicht, zieht sie bei *Cirroteuthis umbellata* dicht auf der Kiemenarterie entlang, indem nur eine dünne Bindegewebslage zwischen beide Gefäße eingeschaltet ist. Sie ist also ebenfalls in dem Aufhängeband der Kieme gelegen, was deshalb besonders zu betonen ist, als eine derartige Lage sonst noch nirgends beschrieben worden ist. JOUBINS irrtümliche Angabe, daß sie auf die Oberfläche des Kiemenganges übertrete, ist durchaus entschuldbar, denn in der Tat erwecken bei äußerer Betrachtung die einzelnen Kiemenblättchen den Anschein, als trügen sie an ihrem oberen Rande ein Gefäß.

Diese eigenartige Gefäßanordnung, die weder mit der eines Dibranchiaten, noch mit der von *Nautilus* vollkommen übereinstimmt, wird im wesentlichen durch den Mangel des Kiemenkanales begründet, so namentlich die einander entgegengesetzte Strömungsrichtung in

den Vasa afferentia und den Vasa efferentia erster Ordnung. Für die Verlagerung aber der Vasa efferentia erster Ordnung an den Innenrand der Kiemenblättchen und für die Aneinanderlagerung von Kiemenarterie und Kiemenvene innerhalb des Aufhängebandes läßt sich ein Grund nicht erkennen.

Was schließlich die Circulation innerhalb der Kiemenmilz anlangt, so konnte ich einige Äste von der Kiemenarterie in sie eintreten sehen. Ihre Anordnung ließ aber keinerlei Beziehung zu den Ursprungsstellen der Vasa afferentia erster Ordnung erkennen. Das venöse Blut aus der Kiemenmilz wird durch die Vena branchio-lienalis der Mantelvene zugeführt.

Das nunmehr arteriell gewordene Blut wird aus den Kiemen durch die Venae branchiales (Taf. IX, Fig. 4 *v.branch.*), die Herzvorhöfe der älteren Autoren, dem Herzen zugeführt. Von der Kiemenbasis aus verlaufen diese Venen dicht unter der die Mantelhöhle auskleidenden Haut, durch die sie auch nach außen hindurchschimmern, nach hinten, der Innenseite des Kiemenherzens entlang. Sie treten dann auf die ventrale Wand des hinteren Harnsackabschnittes über und biegen dicht hinter der Ureterpapille medianwärts um. Die linke Kiemenvene wird dabei von der hinteren der drei großen accessorischen Drüsen des Penis überlagert. Nunmehr dringen die Venen zwischen vorderen und hinteren Harnsackabschnitt in die Tiefe zum Herzen, in das die linke Kiemenvene seitlich, die rechte aber von der Ventralseite einmündet.

II. Das Arteriensystem.

Das Herz mit den abgehenden Aorten.

Das Herz (Taf. IX, Fig. 4 *c.art.*) stellt einen stark muskulösen, nach vorn oben hornförmig gekrümmten Schlauch dar, von dem die durchscheinenden Kiemenvenen scharf abgesetzt sind. Es steht quer zur Längsrichtung des Tieres und ist etwas nach rechts verschoben. Somit schiebt sich nur sein linker Teil zwischen Magen und Gonade ein, seine rechte Hälfte aber liegt hinten dem Diaphragma dicht an. Wie bei den Octopodiden hat es sich von der bei *Cirroteuthis umbellata* in besonderem Maße rückgebildeten Visceropericardialhöhle losgelöst.

Im allgemeinen entspringen vom Herzen der Cephalopoden unmittelbar drei große arterielle Gefäßstämme, nämlich die Aorta cephalica, die Aorta posterior und die Aorta genitalis (Taf. IX, Fig. 4 *aort.ceph.*, *aort.post.*). Dies stimmt genau für *Stauroteuthis*. Doch kann, so bei den Oegopsiden, die Aorta genitalis ihre Selbständigkeit

verlieren und als Ast der Aorta posterior auftreten. Dies letztere Verhalten trifft auffälligerweise auch für *Cirroteuthis umbellata* zu (Taf. IX, Fig. 4 *aort.ceph.*, *aort. post.* und *aort.genit.*) und nach Meyer für *Opisthoteuthis.* Für *Cirroteuthis Mülleri* finden sich bei Reinhardt und Prosch leider keine Angaben.

Dieses Unselbständigwerden der Genitalaorta bei *Cirroteuthis umbellata* trifft nun merkwürdigerweise mit der rechtsseitigen Lage der Vena cephalica zusammen, so daß dieses Tier die für die Oegopsiden typischen Verhältnisse aufweist. Wegen dieses Zusammentreffens möchte ich auch die rechtsseitige Lage der Kopfvene als die normale für *Cirroteuthis umbellata*, nicht etwa für eine zufällige individuelle Abweichung ansehen. Die Ausprägung dieser Verhältnisse deutet offenbar auf eine höhere Organisation hin. Sie hat sich ja schon im Venensystem gegenüber *Stauroteuthis* gezeigt und fernerhin in der bei *Cirroteuthis umbellata* noch weiter als bei *Stauroteuthis* fortgeschrittenen Reduction der Visceropericardialhöhle dargetan.

Die Aorta cephalica ist gleichsam die Fortsetzung des rechten Teiles des Herzschlauches. Ihr Ursprung ist aber durch eine schwache, ringförmige Einschnürung bezeichnet. Die Aorta posterior dagegen entspringt von der Ventralfläche des Herzens etwa in der Mitte zwischen den Einmündungen der Venae branchiales.

Die Aorta cephalica mit ihren Verzweigungen.

Der Aorta cephalica (Textfig. 5 und Taf. IX, Fig. 4) liegt bekanntlich die Vascularisation der vorderen Hälfte des Eingeweidesackes und des ganzen Kopfes mitsamt den Armen ob. Wie bei allen Dibranchiaten entspringt sie aus der rechten Herzhälfte. Ihr Eingang ist, wie auch der der Aorta posterior und Aorta genitalis, von einem Herzklappenpaar umsäumt, das einen Rückstau des Blutes bei der Diastole verhütet.

Die Kopfaorta steigt dicht hinter dem Diaphragma dorsalwärts auf, indem sie den Magenkomplex in weitem Bogen rechtsseitig umkreist, durchbricht rechts von dem dem Magen genäherten Teile des Oesophagus selbständig das Diaphragma und erreicht schließlich auf der Speiseröhre innerhalb der Leberkapsel die Mediane. Nun biegt sie nach vorn um und läuft, dorsal der Leber aufliegend, nach vorn, bis sie hinter dem Gehirn sich in die beiden Arteriae pedales (Textfig. 5 und Taf. IX, Fig. 4 *art.ped.*) aufteilt.

Während dieses Verlaufes gibt die Kopfaorta mehrere Äste ab, die der Vascularisation des Mantels und des Darmtractus mit der

Leber dienen. Jedoch weichen *Cirroteuthis umbellata* und *Stauroteuthis* in der Anordnung dieser abgehenden Gefäße auffallend voneinander ab. Wie zu erwarten, steht auch hierin *Stauroteuthis* den Octopodiden näher. Es sei mir daher gestattet, zunächst die Verhältnisse für *Stauroteuthis* zu schildern.

Bald nach dem Austritt aus dem Herzen zweigt sich bei ihm, ähnlich wie bei *Eledone*, von der Kopfaorta ein Gefäß von äußerster Kürze, der gemeinsame Stamm der beiden Arteriae palliales laterales (Textfig. 5 *art.pall.lat.*) ab. Infolge der asymmetrischen Lage der Kopfaorta übertrifft natürlich die linke Mantelarterie ihren rechten Partner beträchtlich an Größe. Beide Gefäße ziehen dicht hinter dem membranösen Diaphragma seitwärts bis in die Nähe der Enden der Flossenstütze. Dort geben sie nach vorn einen kräftigen Ast ab, der die seitlichen Partien des Mantels und das Sternganglion versorgt. Das Hauptgefäß aber zieht zu den Flossen, in denen es sich aufzweigt.

Beim Durchtritt der Kopfaorta durch das Diaphragma zweigen sich von ihr die recht ansehnlichen Gefäße für die Magen und die Leber ab, die bei den Octopoden einen gemeinsamen Stamm besitzen, bei *Stauroteuthis* aber getrennt voneinander entspringen. Es sind die beiden Arteriae hepatogastricae (Textfig. 5 *art.hep.gastr.*). Da auch bei ihrer Abzweigung die Kopfaorta noch asymmetrisch rechts vom Oesophagus liegt, zeichnen auch sie sich durch verschiedene Länge aus. Die rechte Arteria hepatogastrica teilt sich kurz nach ihrem Ursprung in zwei Äste, die an der rechten Seite des Muskelmagens, zwischen diesem und dem rechten Leberzipfel in die Tiefe dringen und schließlich in die gewaltige Verdauungsdrüse eintreten. Vorher sehen wir jedoch noch von dem vorderen dieser beiden Äste einen kräftigen Zweig an den Muskelmagen abgehen und sich auf ihm reichlich verzweigen. Die linke Arteria hepatogastrica gabelt sich ebenfalls in zwei Äste, von denen der hintere wieder unmittelbar in der Leber verschwindet, während der vordere sich erst in einige Zweige auflöst. Von den letzteren wendet sich ein ziemlich starker nach hinten zum Muskel- und Drüsenmagen.

Während des Verlaufes der Arteria cephalica auf dem Oesophagus konnte ich an diesen bei *Stauroteuthis* zwei feine Gefäße abgehen sehen, von denen vielleicht das vordere der Arteria ligamenti entsprechen dürfte. Von einem Ligament aber, das die Kopfarterie an der Speiseröhre befestigt, konnte ich keine Spur auffinden. Bei *Cirroteuthis umbellata* fehlen überdies auch die eben genannten kleinen Arterien an den Oesophagus.

Was nun die Anordnung der Arteriae palliales laterales und der Arteria hepatogastrica bei *Cirroteuthis umbellata* anlangt, so zweigen sie gerade in umgekehrter Reihenfolge ab als bei *Stauroteuthis*.

Die Arteria hepatogastrica (Taf. IX, Fig. 4 *art.hep.gastr.*) entspringt von der Kopfaorta kurz nach deren Austritt aus dem Herzen. Sie durchbohrt das membranöse Diaphragma, dringt zwischen Magen und Leber nach links seitwärts vor und teilt sich in vier Äste auf. Zwei davon, die Arteriae hepaticae, treten in der Nähe der Lebergänge durch das der Leber hinten anliegende Pancreas hindurch in die Leber ein und lösen sich hier capillar auf. Die andern beiden Äste, die Arteriae gastricae, müssen, um an die Magen herantreten zu können, von vorn das Diaphragma nochmals durchbrechen. Sie legen sich dann, das Ganglion gastricum zwischen sich fassend, beiderseits dem Muskelmagen, bzw. dem Drüsenmagen an, auf denen sie sich reich verzweigen. Einen Zweig konnte ich sogar auf den Oesophagus hinüber verfolgen.

Die Arteriae palliales laterales (Taf. IX, Fig. 4 *art.pall.lat.*) zweigen sich erst da von der Kopfaorta ab, wo diese an den Oesophagus herantritt, also an der Stelle, wo bei *Stauroteuthis* die Arteriae hepatogastricae entspringen. Beide dringen sofort in die Mantelmuskulatur ein und verlaufen innerhalb derselben seitwärts auf die Enden der Flossenstütze zu. Kurz bevor sie dieselben erreichen, geben sie nach vorn einen Ast ab, der am Sternganglion vorüberzieht und die seitlichen Partien des Mantels vascularisiert. Der Hauptstamm der Mantelarterien aber tritt auf die Flossen über, auf denen er sich mehrfach verzweigt.

Opisthoteuthis kommt in der Anordnung der Mantelarterien und der Arteria hepatogastrica den Verhältnissen von *Cirroteuthis umbellata* recht nahe, nur haben dort die Mantelarterien einen gemeinsamen Ursprung.

Nachdem nun die Arteria cephalica mit dem Oesophagus die nach vorn offene Leberkapsel verlassen hat, gabelt sie sich hinter dem Hirn in die beiden Arteriae pedales (Textfig. 5 und Taf. IX, Fig. 4 *art.ped.*). Diese umfassen den Oesophagus schräg nach vorn unten, indem sie mit ihm in den ganglionären Schlund eindringen, anastomosieren auf der Unterseite der Speiseröhre miteinander und durchbrechen dann gemeinsam die suboesophageale Portion des Gehirnes durch ein an der Grenze zwischen Pedal- und Visceralganglion gelegenes Foramen. Hierauf ziehen sie, etwas divergierend, an der Unterseite des Pedal- und Brachialganglions nach vorn zum Schlundkopf, dessen Flanken sie zwischen dem dritten und vierten Arm-

nerven erreichen. Entsprechend den jederseits vier vorhandenen Armnerven teilt sich jede Pedalarterie in vier Arteriae brachiales Taf. IX, Fig. 4 *art.brach.*) auf, die auf die Außenseite der entsprechenden Armnerven übertreten, mit ihnen den Schlundkopf umfassen und in den unteren Raum der Arme eintreten. Sie durchziehen die Arme in ihrer ganzen Länge und versorgen mit feinen Zweigen die Armmuskulatur, den Armnerven, die Saugnäpfe und die Umbrella.

Noch bevor aber die Arteriae pedales in den nervösen Schlundring eintreten, geben sie die Arteriae ophthalmicae ab (Taf. VIII, Fig. 1 und Taf. IX, Fig. 4 *art.ophth.*). Diese paarige Arterie läuft hinter dem Ganglion opticum auf der Statocystenkapsel seitwärts in die Orbita, in die sie mit dem Bündel der Retinanerven gemeinsam durch das schon erwähnte weite Foramen eintritt.

Kurz nach ihrem Ursprung gibt sie, dicht nebeneinander, zwei Gefäße ab, die nach vorn verlaufen und an das Hirn dicht über der Ursprungsstelle des mächtigen Augennerven herantreten. Da ich bei *Cirroteuthis umbellata* an die großen Augenganglien keine arteriellen Gefäße herantreten sah, nehme ich an, daß die in Rede stehenden Gefäße nicht nur das Hirn vascularisieren, sondern auch Zweige über den Nervus opticus hinüber zu eben diesem Ganglion entsenden.

An der Ursprungsstelle dieser beiden Hirngefäße zweigt sich von der Arteria ophthalmica eine weitere Arterie ab, die in ihrem Vascularisationsgebiet der Arteria collaris der Octopoden entspricht, bei *Cirroteuthis umbellata* aber eher die Bezeichnung Arteria capsulae hepaticae (Taf. VIII, Fig. 1 und Taf. IX, Fig. 4 *art.caps.hep.*) verdient. Sie läuft nach hinten über die Statocystenkapsel hinweg, legt sich dem Nervus pallialis an, den sie fast bis an das Sternganglion begleitet, und zweigt sich dann in den vorderen seitlichen Partien der Leberkapsel auf. Noch bevor sich aber diese Arterie dem Mantelnerven anlegt, gibt sie einen Ast ab, der die Nackenpartie der Leberkapsel versorgt, also den dorsalen Teil derselben, der sich zwischen den Augen über die Kopfhöhle hinweg nach vorn bis zur Armbasis erstreckt.

Nach ihrem Eintritt in die Orbita teilt sich die Arteria ophthalmica in drei Äste auf. Zunächst zweigt sich die Arteria ophthalmica inferior ab. Sie läuft nach vorn über das Bündel der Retinanerven hinweg und biegt dann zwischen Bulbus und »weißem Körper« ventralwärts ab. Dabei gibt sie einen feinen Zweig an das Corpus luteum ab, der sich capillar auflöst. Sie selbst gabelt sich bald darauf in zwei

Äste. Der eine von ihnen dringt an der dem Kopfe zugekehrten Seite des Bulbus in letzteren ein; der andre durchbricht die Sclera, läuft unter ihr an der Ventralseite des Auges zum Ciliarkörper und ergießt sein Blut in den Circulus arteriosus ciliaris. Dieser Circulus arteriosus ciliaris wird durch den zweiten Ast der Arteria ophthalmica gebildet, die Arteria ciliaris (Taf. IX, Fig. 4 *art.cil.*). Sie läuft unter der Muskelschicht des Auges auf dessen Dorsalseite zum Ciliarkörper und gibt dabei im Äquator des Auges nach vorn und hinten einen feinen Zweig ab. Im Ciliarkörper gabelt sie sich zu dem arteriellen Ringgefäß, das Schoebl (1878) für *Sepia*, ferner Krohn (1842) und in neuerer Zeit Grimpe für die Octopoden beschrieben haben. Der dritte Ast endlich der Arteria ophthalmica, die Arteria ophthalmica superior (Taf. IX, Fig. 4 *art.ophth.sup.*), sendet einen Zweig zur ventralen Portion der Muskelschicht des Auges. Sie selbst aber durchbohrt mit dem N. ophthalmicus superior posterior gemeinsam den Augenknorpel und zieht auf der Dorsalseite des Auges zum M. sphincter oculi.

Von den Pedalarterien zweigen sich ferner noch dicht hinter der Ursprungsstelle der Arteriae ophthalmicae die Arteriae buccales (Taf. VIII, Fig. 2, 3, Taf. IX, Fig. 4 *art.bucc.*) ab. Sie legen sich seitlich der Speiseröhre an, durchziehen mit dieser das Gehirn und laufen bei *Cirroteuthis umbellata* ventral über die unteren Schlundganglien hinweg zur hinteren Fläche des Schlundkopfes, wo sie sich in zwei bis drei Zweige aufteilen. Ihnen allein liegt die gesamte Blutzufuhr zum Pharynx und der in ihm gelegenen Drüsen ob. Ferner versorgen sie, ob mit einem oder mit zwei Ästen, konnte ich leider nicht feststellen, die hintere Speicheldrüse. Bei *Stauroteuthis* geben die Buccalarterien jeder Seite einen Ast an das Gehirn ab. Er zieht in dem von der Commissura lateralis posterior und dem Ganglion viscerale gebildeten Winkel seitwärts und teilt sich sogleich in zwei Zweige auf, von denen der eine unter dem mächtigen N. opticus nach vorn zum Pedal- und Brachialganglion zieht, der andre an der Unterseite des N. opticus auf das große Augenganglion übertritt. Ein derartiges Gefäß ist bisher noch nicht beschrieben. Aber auch fernerhin zeigt die Buccalarterie von *Stauroteuthis* noch eine Eigenheit. Sie läuft nämlich nicht über die Ventralseite der unteren Schlundganglien, sondern durchbohrt die kräftige, die unteren mit den oberen Schlundganglien verbindende Commissura buccalis superior inferior. Auf die Bedeutung dieses auffälligen Verhaltens soll bei der Beschreibung des N. mandibularis eingegangen werden.

Endlich sind noch als letzte von den Pedalarterien sich abzweigende

Gefäße die zarten Arterien für die statischen Organe und die Trichterarterien zu erwähnen. Erstere entspringen aus den Pedalarterien gleich nach deren Austritt aus dem Gehirn. Sie laufen an der Vorderwand des Statocystenknorpels etwas seitwärts, gabeln sich typisch in zwei Äste, welche in die Kapsel (zwischen den N. maculae staticae und den N. cristae staticae anterior) eindringen. Die Trichterarterien (Taf. VIII, Fig. 1 *art.infund.prop.*) sind mit dem N. infund. ant. durch Bindegewebe fest verbunden. Sie laufen mit ihm gemeinsam vor der Statocystenkapsel zum Trichter hinab, in dessen Muskulatur sie sich aufteilen.

Die Aorta posterior und ihre Verzweigungen.

Die Aorta posterior (Taf. IX, Fig. 4 *aort.post.*) ist ein Gefäßstrang mittlerer Stärke, der sich bald nach seinem Austritt aus dem Herzen in die beiden für die Octopoden typischen Arterien aufteilt, in die Arteria pallialis media und die Arteria rectalis (Arteria analis Naef). Letztere entsendet bei *Cirroteuthis umbellata* die Arteria genitalis.

Die Arteria pallialis media (Taf. IX, Fig. 4 *art.pall.med.*) läuft hinter den Magen zwischen den beiden sich berührenden Nierensäcken hindurch ventralwärts zu dem M. add. pallii medianus. Mit diesem tritt sie auf die ventrale Mantelmuskulatur über, um sich auf derselben wie am hinteren Körperpole zu verzweigen. Bei den Octopoden gibt die Arteria pallialis media einen Zweig, nämlich die Arteria analis, an den Enddarm und den Tintengang ab. Ein derartiges Gefäß konnte ich nicht feststellen.

Der zweite Hauptstamm der Aorta posterior verdient eigentlich wegen seines hauptsächlichsten Versorgungsgebietes die Bezeichnung Arteria gonoducalis, allein aus vergleichend-anatomischen Rücksichten möchte ich sie als Arteria rectalis (Taf. IX, Fig. 4 *art.rect.*) benennen. Sie verläuft über die Ventralfläche des Herzens hinüber zur linken Kiemenvene. Hier angelangt, biegt sie nach vorn ab und zieht an der dorsalen Wandung der vorderen Abteilung des Nierensackes nach vorn zum Enddarm, an den sie mit zwei Ästen herantritt. Der eine Ast verzweigt sich hauptsächlich auf der Ventralseite des Enddarms und erreicht mit seinen Verzweigungen fast den After. Der zweite Ast aber biegt beim Herantreten an den Enddarm rechtwinklig um und zieht am Rectum entlang rückwärts gegen die Magen zu und übernimmt auch die Vascularisation der Leberausführgänge. Der von der Arteria rectalis abgehende und auf der Kiemenvene weiter entlang laufende Stamm verdient, obgleich er stärker entwickelt ist,

nur als Seitenast (Ramus gonoducalis) angesprochen zu werden. Dieser biegt etwa in der Höhe der Ureterpapille ebenfalls nach vorn ab, nicht ohne vorher noch einen Zweig, nämlich die Arteria cordis branchialis, abzugeben, und tritt dann an den männlichen Leitungsweg heran. An dessen Drüsen gibt er zunächst zwei Äste ab, welche sie mit einem arteriellen Netz förmlich umspinnen. Weiterhin verläuft der Ramus gonoducalis zwischen den accessorischen Drüsen und den ihnen links anliegenden drei Abschnitten der Vesicula seminalis nach vorn und gibt dabei reichlich Zweige an alle diese Drüsen des männlichen Leitungsweges ab.

Die Arteria cordis branchialis (Taf. IX, Fig. 4 *art.cord.branch.*), die sich vom Ramus gonoducalis abzweigt, läuft als unscheinbares Gefäß weiterhin die Kiemenvene entlang und ist bis zum Kiemenherzen zu verfolgen. An der Ureterpapille gibt sie zwei feine Zweige an die dorsale Harnsackwandung, ferner auch einen Zweig, der auch einige zarte Gefäße an den Kiemenherzanhang entsendet, an den Krohnschen Wasserkanal ab. Besonders bei *Stauroteuthis* habe ich eine gute arterielle Blutversorgung dieses drüsigen Organs feststellen können. Auf der rechten Seite werden Nierensack und Kiemenherz mit Anhang, ferner der Wasserkanal von einem feinen Gefäß versorgt, das der linksseitigen Arteria cordis branchialis in seinem Verlaufe genau entspricht, sich aber, wie bei den Octopoden, unmittelbar von der Aorta posterior, dicht hinter deren Ursprung aus dem Herzen, abzweigt.

Für *Opisthoteuthis* wurde eine Arteria cordis branchialis nicht festgestellt, wohl aber die unsrer Arteria rectalis entsprechende Arteria genitalis.

Die Arteria genitalis von *Cirroteuthis umbellata* endlich steigt am Vorderrande des Herzens empor, zieht über dessen Dorsalseite nach hinten und läuft geradewegs zur Keimdrüse. Auf deren Rückenseite teilt sie sich in drei Zweige auf, von denen zwei nur der Hodenkapsel selbst anzugehören scheinen, die dritte aber die Keimdrüse selbst versorgt. — Meyer hat für *Opisthoteuthis* eine in ihrem Ursprung und Verlauf genau entsprechende Arteria testis nachgewiesen.

Bei *Stauroteuthis* ist, wie schon betont, eine Genitalaorta ausgebildet. Sie entspringt aus der Hinterseite des Herzens und tritt nach sehr kurzem Verlauf auf die dem Herzen unmittelbar hinten anliegende Gonade über.

Ich bin nun am Ende meiner Schilderung des Kreislaufes angelangt. Wenn ich die Hauptergebnisse, die sich nur allzusehr unter der Fülle der Einzelheiten verlieren, hier kurz zusammenfassen darf,

so dürfte an allererster Stelle die in ganz ungewöhnlich hohem Grade ausgebildete Geschlossenheit des Gefäßsystems hervorzuheben sein, wie wir sie, wenigstens soweit bis jetzt unsre Kenntnisse reichen, bei keinem andern Octopoden vorfinden, und wie sie selbst von dem hochentwickelten Gefäßsystem der Decapoden nur selten erreicht, aber nicht übertroffen werden dürfte. Denn im ganzen Körper geht das Capillarensystem der Arterien in das der Venen über, mit der einzigen Ausnahme der Speicheldrüsen und der beiden »weißen Körper«. Im Arteriensystem ist vor allem das Fehlen einer selbständigen Genitalaorta bei *Cirroteuthis umbellata* zu betonen, das bisher nur für *Opisthoteuthis* nachgewiesen war. In seiner sonstigen Anordnung aber zeigt das Arteriensystem die für die Octopoden typischen Verhältnisse, was sich namentlich an dem quergestellten Herzen und in dem Verluste der Arteriae abdominales der Decapoden kundtut. Die noch vorhandenen kleineren Abweichungen sind geringfügiger Natur und sollen hier nicht besonders angeführt werden. Das Venensystem dagegen weist zahlreiche Eigenheiten auf, die allerdings zum großen Teile durch die hochgradige Rückbildung der Sinus bedingt sind, und die oft eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Venensystem der Decapoden hervorrufen. Zunächst soll auf die doppelte Ausbildung der Armvenenringe, wie wir sie bisher bei noch keinem Cephalopoden kennen, hingewiesen werden. Der innere von beiden entspricht seiner Lage nach dem Armvenenring der Decapoden. Ob er freilich mit diesem sonst etwas gemein hat, vermag ich nicht zu entscheiden. Ferner wären die typisch ausgeprägten Mesenterialvenen zu nennen, die den Peritonealtuben der Octopoden homolog sind und die durch die Aufnahme der Vena genitalis den von Grimpe und vor ihm schon auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen von Naef (1910) gezogenen Schluß bestätigen, daß die rechte Peritonealtube der Octopoden der Vena genitalis der Decapoden homolog ist. Schließlich muß noch die rechtsseitige Lage der Vena cephalica bei *Cirroteuthis umbellata*, ein unter den gesamten Octopoden bis jetzt einzig sicher nachgewiesenes Verhalten, hervorgehoben werden.

Das Nervensystem.

Das Nervensystem der Octopoden hat neuerdings durch Pfefferkorn im hiesigen Zoologischen Institut eine eingehende Bearbeitung erfahren. Seine Untersuchungen erstrecken sich in der Hauptsache auf *Eledone moschata*, *Octopus vulgaris* und *Argonauta argo*, jedoch hat er, gestützt auf die vorliegenden neueren Arbeiten, fast alle

Familien der Octopoden in den Kreis seiner Betrachtungen einbezogen und ist so in der Lage gewesen, einige recht wertvolle vergleichend-anatomische Überblicke über das Nervensystem der Octopoden geben zu können. Beim Abschluß seiner Arbeit stand ich noch mitten in der Ausführung meiner Untersuchungen, so daß ich ihm leider nur wenige für die vergleichende Betrachtung geeignete Befunde an *Cirroteuthis umbellata* zur Verfügung stellen konnte. Ich werde jedoch bei meiner Schilderung des Nervensystems, in der ich mich im übrigen mit einer fast rein morphologisch-topographischen Beschreibung bescheiden möchte, die von PFEFFERKORN zum Vergleich herangezogenen Punkte besonders berücksichtigen. Was die Nomenclatur anlangt, so werde ich mich, soweit als möglich, an die von CHUN und PFEFFERKORN angewandten Bezeichnungen halten. Die Benennung einzelner Nerven wird infolgedessen von der von MEYER für *Opisthoteuthis* gebrauchten etwas abweichen. Ich werde aber nicht verfehlen, in jedem einzelnen Falle auf die bestehende Homologie besonders hinzuweisen.

Die ganglionären Centren und ihre Commissuren.

Das centrale Nervensystem von *Cirroteuthis umbellata* und von *Stauroteuthis* setzt sich aus den bekannten vier Ganglienpaaren zusammen, nämlich aus den über dem Oesophagus gelegenen Cerebralganglien und den ventral davon gelegenen Visceral-, Pedal- und Brachialganglien. Sie sind, wie bei allen Octopoden, zu dem kompakten Schlundring verschmolzen. An ihm kann man zwar eine supraoesophageale und eine suboesophageale Portion, die beide durch zwei vom Foramen cerebri voneinander getrennte Commissurenpaare, ein hinteres und ein vorderes, miteinander in Verbindung stehen, unterscheiden. Jedoch ist die ursprüngliche Paarigkeit der Ganglienknoten äußerlich in keiner Weise mehr zu erkennen, so daß man gemeinhin von nur einem Ganglion cerebrale und von nur einem Ganglion viscerale, pedale und brachiale spricht. Hierzu gesellen sich das ursprünglich ebenfalls paarige obere Schlundganglion (Ganglion buccale superius), das bei den Octopoden in seiner ganzen Breite mit dem Cerebralganglion zu der Oberschlundmasse verschmolzen ist, und die beiden paarig erhaltenen unteren Schlundganglien. Mit Ausnahme dieser beiden letzteren Ganglien sind die genannten Centren, besonders die der Suboesophagealportion, in noch höherem Maße als bei den Octopodiden zu einer einheitlichen Masse zusammengedrängt, so daß sich nur schwer, oft überhaupt nicht, eine Grenze zwischen ihnen

erkennen läßt. Bei *Opisthoteuthis* hat diese Konzentration geradezu ihr Extrem erreicht, »und erst Längsschnitte durch das Gehirn zeigen seinen Aufbau aus verschiedenen Ganglien« (Meyer). Wenn es mir bei *Cirroteuthis umbellata* dennoch gelungen ist, schon äußerlich eine Gliederung des Cerebralganglions in verschiedene Abschnitte zu erkennen, so war dies erst nach monatelangem Aufbewahren des herauspräparierten Hirns in niedrigprozentigem Alkohol möglich. Nach begonnener Maceration hoben sich dann die Gangliencentren von dem mehr gelblichen Untergrunde ab.

Ganglion cerebrale (Taf. IX, Fig. 5 u. 6 *g.cer.*). Das Ganglion cerebrale hat etwa die Form einer dicken Platte von beinahe quadratischem Umriß, die mit flacher Wölbung dem Oesophagus aufliegt. Seine höchste Erhebung liegt auf der hinteren, ein wenig breiteren Hälfte und wird bei *Cirroteuthis umbellata* von einer Kappe gebildet, die durch seichte Furchen in mehrere Wülste (Windungen, v. Jhering) zerlegt wird. Sie verlaufen, fingerförmig angeordnet, von vorn nach hinten. Ich glaubte, ihrer sechs zählen zu können, möchte jedoch auf diese Zahl kein Gewicht legen, da die Wülste erst nach längerer Zeit hervortraten. Wenn wir in der Bezeichnung der das Cerebralganglion zusammensetzenden Teile Dietl folgen, so wäre diese Kappe als Lobus verticalis zu benennen. Vor ihm ist in gleicher Höhe der obere Frontallappen (Lobus frontalis superior) gelegen, der ebenfalls erst spät sichtbar wurde. Er erreicht den Scheitellappen nicht ganz an Breite, steht also dem entsprechenden von Octopus an Größe bedeutend nach und zeigt von oben gesehen etwa die Umrisse eines Kreisabschnittes. Bei *Stauroteuthis* war auch lange Zeit nach vorgenommener Herauspräparation keinerlei Begrenzung eines Lobus frontalis superior oder Lobus verticalis, noch irgend eine Gliederung des letzteren in Wülste zu erkennen. Der Lobus frontalis inferior ist ungewöhnlich stark ausgebildet und als mächtiger Querwulst der gesamten hinteren Partie des Cerebralganglions vorgelagert. Seine Grenze gegen das obere Schlundganglion (Lobus supraoesophagealis Dietl) war bei *Cirroteuthis umbellata* wie bei *Stauroteuthis* schon am herauspräparierten Hirn deutlich als seichte Furche zu erkennen. Ebenso begrenzt ihn eine deutliche Furche gegen die hinter ihm und unter dem Scheitellappen gelegenen beiden Basallappen. Diese beiden Lappen, der Lobus basalis anterior und der Lobus basalis posterior, bilden den beträchtlichsten Teil des Cerebralganglions. Ihre gegenseitige Begrenzung ist durch die von ihnen seitlich ausgehende breite und starke Commissür, welche das Cerebralganglion mit dem Pedal-

und dem Visceralganglion verbindet, nämlich die Commissura lateralis posterior, völlig verwischt. Diese Commissur ist ziemlich kurz. Auf ihr entspringt der mächtige, im Querschnitt kreisrunde N. opticus. Das zweite Commissurenpaar, das vom Cerebralganglion ausgeht, wird von den ebenso kurzen, aber bedeutend schwächeren Commissurae laterales anteriores gebildet. Sie entsprechen in dem Teile, der vom Lobus frontalis inferior ausstrahlt und zum Seitenrande des Brachialganglions zieht, der bei den Decapoden selbständigen Commissura cerebro-brachialis. Der übrige Teil der vorderen Seitencommissur strahlt von dem Ganglion buccale superius aus und entspricht der Commissura brachio-buccalis. Pfefferkorn fand bei *Octopus* und *Eledone* beide Teile der Commissur noch durch einen feinen Spalt geschieden. Bei *Cirroteuthis umbellata* und *Stauroteuthis* aber stellt sie ein völlig einheitliches Gebilde dar; ihre Doppelnatur ist nur noch daran zu erkennen, daß sie deutlich vom Lobus frontalis inferior und vom Ganglion buccale superius ausgeht.

Ganglion buccale superius (Taf. IX, Fig. 5, 6 *g.bucc.sup.*). Das obere Schlundganglion wurde wegen seiner innigen Verschmelzung mit dem Ganglion cerebrale von den früheren Autoren vielfach als ein Teil desselben betrachtet. Es erreicht bei *Cirroteuthis umbellata* und bei *Stauroteuthis* an Breite vollkommen den Lobus frontalis inferior, ist jedoch, wie schon erwähnt, scharf von ihm abgesetzt, schärfer als der ihm homologe Lobus suprapharyngealis bei *Opisthoteuthis*. In seinen Seitenpartien ist es in Übereinstimmung mit den übrigen Octopoden stark angeschwollen, in seinem mittleren Teile dagegen schwächer ausgebildet und deutet so auf seine Entstehung aus zwei ursprünglich getrennten Ganglien hin. Mit seinem vorderen Rande, von dem die zahlreichen Lippennerven und die zu den unteren Schlundganglien verlaufenden kurzen Commissurae buccales superiores inferiores entspringen, stößt er an den Schlundkopf an, dessen Rundung er sich gut anlegt.

Ganglion viscerale (Taf. IX, Fig. 5, 6 *g.visc.*). Die Suboesophagealportion zeigt bei den Cirroteuthiden die größtmögliche Konzentration. Ihr vorderer Rand schneidet mit dem des oberen Schlundganglions gerade ab, ihr hinterer Teil ragt nur wenig, bei *Cirroteuthis umbellata* und *Stauroteuthis* etwas mehr als bei *Opisthoteuthis*, über das Cerebralganglion hinaus, so daß Ober- und Unterschlundmasse sich nur wenig an Länge unterscheiden. Von den drei unter dem Schlundrohr gelegenen Ganglien ist am besten noch das Visceralganglion abgesetzt. Es steht in bezug auf Länge und Breite zwischen

Brachial- und Pedalganglion und ist gegen letzteres leicht nach unten abgeknickt. An seiner Oberseite weist es eine sanfte, muldenförmige Rinne für den Oesophagus auf. Seine Seitenpartien, von denen die kräftigen Mantelnerven entspringen, sind wulstförmig verdickt und laden seitwärts etwas breiter aus als das Pedalganglion. Mit ihrem oberen Rande sind sie etwas aufgerichtet, so daß das Ganglion von der Seite gesehen die Form einer Birne erlangt, deren Stiel durch den bei *Cirroteuthis umbellata* ungemein langen gemeinsamen Stamm der Visceralnerven gebildet wird. Wie schon erwähnt, steht es, wie auch das Pedalganglion, mit dem Cerebralganglion durch die Commissura lateralis posterior in Verbindung.

Ganglion pedale (Taf. IX, Fig. 5 u. 6 *g.ped.*). Das Fußganglion ist das kleinste und schmalste der drei Ganglien der Unterschlundmasse. Es ist stark verkürzt, in allen Teilen gleichbreit und zeigt an seiner Oberseite ebenfalls eine Rinne für den Oesophagus. Fast unmerklich geht es in die ihm anliegenden Ganglien über, nur gegen das Visceralganglion ist es besonders dadurch deutlich abgesetzt, daß an seiner Grenze das Foramen für die beiden Pedalarterien gelegen ist.

Ganglion brachiale (Taf. IX, Fig. 5 u. 6 *g.brach.*). Das Armganglion endlich, als das größte der drei Ganglien, schließt sich ohne scharfe Abgrenzung vorn an das Pedalganglion an. Es ist tief muldenförmig gestaltet, mit seinem Vorderrande scharf an die Hinterwand des Schlundkopfes herangeschoben und gewissermaßen dadurch in seinen vorderen Teilen stark verbreitert. Von seinem halbkreisförmig gestalteten Vorderrande entspringen in gleichen Zwischenräumen die acht Armnerven. Nur die beiden zu oberst entspringenden Nerven für das dorsale Armpaar sind durch einen weiten, die ganze Breite des Oesophagus umfassenden Zwischenraum getrennt.

Über die von der Mitte seiner Seitenränder ausstrahlende Commissura lateralis anterior wurde schon berichtet. Es ist jedoch noch eine Commissur zu erwähnen, die zwischen den seitlichen Rändern des Armganglions ausgespannt ist und frei über den Oesophagus hinwegzieht. Es ist die nur den Octopoden zukommende Commissura ganglii brachialis. Sie scheint auch bei den Cirroteuthiden allgemein ausgebildet zu sein. Ich habe sie sowohl bei *Cirroteuthis umbellata* als auch bei *Stauroteuthis* nachweisen können. Meyer beschreibt sie auch für *Opisthoteuthis*.

Ganglia buccalia inferiora (Taf. VIII, Fig. 2 u. 3 *g.bucc.inf.*). Die beiden unteren Schlundganglien sind zwar von den übrigen Ganglien durch starke Commissuren getrennt, sie sollen aber dennoch an dieser Stelle besprochen werden. Sie sind bei *Cirroteuthis umbellata*

und *Stauroteuthis* wie auch bei *Opisthoteuthis* noch weit voneinander getrennt und nur durch eine kräftige Commissur (Commissura gangl. bucc. inf.), die unter dem Oesophagus hinweg verläuft, miteinander verbunden. Sie sind etwas abgeflacht und haben von unten gesehen etwa die Gestalt eines abgestumpften Dreieckes und liegen unter dem Oesophagus, in der Nische, die dieser mit dem Schlundkopf bildet. Mit dem oberen Schlundganglion ist jedes durch die kurze, aber starke Commissura buccalis superior inferior (Taf. VIII, Fig. 2 u. 3 und Taf. IX, Fig. 5 u. 6 *c.bucc.sup.inf.*) verbunden, die an dessen vorderem Rande seitlich ansetzt.

Das Centralnervensystem von *Cirroteuthis umbellata* wie von *Stauroteuthis* zeigt also alle für die Octopoden typischen Eigenheiten. Zu betonen wäre nur die starke Konzentration aller Ganglienknoten, die sich besonders in der Suboesophagealportion ausprägt und bei *Stauroteuthis* sich auch am Cerebralganglion durch die teilweise Verwischung der Grenzen der einzelnen Lobi kundtut, ferner die auffällige erhaltene Trennung der unteren Schlundganglien und die außerordentliche Verkürzung der Commissuren.

Das periphere Nervensystem.

a) Nerven des Ganglion cerebrale.

1. Nervus opticus. Der gewaltige Stamm des Sehnerven (Taf. IX, Fig. 5 u. 6 *n.opt.*) wurzelt gewöhnlich im Lobus basalis des Cerebralganglions. Bei *Cirroteuthis umbellata* wie bei *Stauroteuthis* jedoch ist sein Ursprung, ähnlich wie bei *Argonauta*, fast völlig auf die breite Commissura lateralis posterior verlegt, die bis auf einen schmalen vorderen Rand fast vollständig von seinem kreisrunden Querschnitt verdeckt wird. An Stärke dürfte er neben dem von *Opisthoteuthis* wohl alle Octopoden übertreffen. Er ist außerordentlich kurz und erscheint geradezu nur als ein breiter, zwischen die hintere Seitencommissur und das Opticusganglion eingeschalteter Wulst. Seine Kürze ist um so merkwürdiger, als bei beiden von mir untersuchten Formen die großen Augen doch ziemlich weit auseinandergerückt sind und so eher eine Verlängerung des Nervus opticus, ähnlich der bei den Bolitaeniden, zu erwarten stand. Ein Ganglion pedunculi, das, stecknadelkopfförmig gestaltet, ihm gewöhnlich anliegt, konnte ich nur bei *Stauroteuthis* auffinden, und zwar an der Unterseite des Opticusstammes. Da es als Erregungscentrum der Chromatophoren erkannt ist, kann uns sein Fehlen bei *Cirroteuthis*, wie auch Meyer für *Opisthoteuthis* hervorhebt, nicht auffallen, denn bei diesen For-

men vermissen wir jene gewöhnlich in die Cutis eingelagerten Farbzellen, während ich sie bei *Stauroteuthis* nachweisen konnte.

Vom Sehnerven ist das Augenganglion (Taf. IX, Fig. 5 *g.opt.*) scharf abgesetzt. Es ist entsprechend der Größe der Augen kräftig ausgebildet und erreicht an Masse etwa das Zweifache des Ganglion cerebrale. Von der bei den Dibranchiaten allgemein üblichen bohnen- oder nierenförmigen Gestalt weicht es, wie auch nach REINHARDT und PROSCH bei *Cirroteuthis Mülleri*, stark ab, indem es schön eiförmig gestaltet ist. Auch liegt es nicht wie gewöhnlich in der Orbita dem Augenbulbus dicht an, sondern es ist vom Auge weit weggerückt und mit dem Hirn gemeinsam in der Kopfhöhle gelegen. Dabei hat es sich von dem »weißen Körper«, der es gewöhnlich ringsherum umgibt, völlig losgelöst. Durch die völlig freie Lage in der Kopfhöhle dürfte auch seine Abrundung zu dem schön eiförmigen Gebilde zu erklären sein, dessen Längsachse übrigens nicht rein seitwärts, sondern schräg nach hinten außen gerichtet ist.

Vom Augenganglion gehen die zahlreichen Retinanerven (Nn. retinae) aus, die von seiner ganzen seitlichen Hälfte entspringen, sich rasch zu einem starken Bündel vereinigen und nun in langgestrecktem Verlaufe zum Auge ziehen. Gerade durch ihre Vereinigung zu nur einem runden Bündel tragen sie viel dazu bei, dem Augenganglion seine charakteristische Gestalt zu geben. An Zahl stehen sie hinter den Octopodiden, bei denen es nach PFEFFERKORN bedeutend mehr als 200 sind, weit zurück; ich habe für *Cirroteuthis umbellata* nur 20, für *Stauroteuthis* 21 gezählt. Durch ihre auffällige Länge müssen sie die Kürze des N. opticus ausgleichen. An den Augenbulbus treten sie, ohne vorher die von den Autoren gewöhnlich besonders betonte fingerförmige Durchkreuzung aufzuweisen, auf einer Kreisfläche heran, und zwar die weitaus meisten an der Peripherie derselben. Sie durchbrechen die Sclera und teilen sich unter ihr in feine Nervenzweige auf, die radiär ausstrahlen, den Bulbus fast völlig umfassen und sich schließlich in der Retina auffasern.

2. Nervus olfactorius. Der Geruchsnerv (Taf. IX, Fig. 6 *n. olf.*) ist ein schwacher Nerv. Er entspringt bei den Octopoden gewöhnlich aus dem hinteren Rande des Opticusstieles; bei *Cirroteuthis umbellata* und *Stauroteuthis* ist seine Ursprungsstelle auf die Unterseite des Augennerven, beinahe, wie dies bei den Bolitaeniden der Fall ist, auf das Ganglion pedale heruntergerückt. In seinem Verlauf zeigt er bei *Cirroteuthis umbellata* volle Übereinstimmung mit *Stauroteuthis*. Er zieht zunächst mit dem N. ophthalmicus inferior

gemeinsam seitwärts über die dorsale Wand der Statocystenkapsel hinweg und tritt durch das weite Foramen, das auch dem Bündel der Retinanerven zum Durchbruch dient, in die Orbita ein. Hier verläuft er unter dem »weißen Körper« hinweg auf der ventralen Partie des Orbitalknorpels, den er dicht an dessen Ansatzstelle an der Statocystenkapsel durchbohrt. Nun trennt er sich vom N. ophthalmicus inferior und wendet sich schräg nach hinten unten zum Vorderrand des seitlichen Teiles des Mantels, an dem er dann, in reichlich entwickeltes Bindegewebe eingehüllt, in weitem seitlichen Bogen entlang bis zur Mantelöffnung zieht und dem Geruchsorgan zustrebt. Während dieses eigentümlichen Verlaufes am vorderen Rand der Mantelmuskulatur wird er anfangs nach außen noch von dem dünnen in einzelne Bündel zerlegten Teil des M. nuchalis überdeckt, der unter dem Auge hinweg zur Basis des zweiten und dritten Armes zieht, später aber liegt er unmittelbar unter der Haut. Ein ähnliches Verhalten beschreibt PFEFFERKORN für den Geruchsnerven von *Argonauta argo.* Dicht unter dem Geruchsorgan schwillt der Nerv leicht an, jedoch kann von einem eigentlichen Ganglion nicht die Rede sein.

Bei *Opisthoteuthis* ist der N. olfactorius ebenfalls auf die Unterseite des Opticusstieles herumgerückt und beinahe auf die Unterschlundmasse verlegt.

3. Nervus ophthalmicus superior anterior. Dieser Nerv (Taf. IX, Fig. 5 u. 6 *n.ophth.sup.ant.*) dürfte dem N. oculomotorius superior anterior von *Opisthoteuthis* homolog sein, da ich aber meine Nomenclatur möglichst mit der von PFEFFERKORN angewandten in Einklang bringen möchte, will ich ihn als N. ophthalmicus superior anterior benennen. Er entspringt bei *Cirroteuthis umbellata* mit zwei Wurzeln dicht am Opticusstiel, und zwar mit der hinteren über ihm, mit der vorderen vor ihm. Beide Wurzeln laufen vorn über das eiförmige Opticusganglion, dem sie sich eng anschmiegen, hinweg seitwärts und vereinigen sich dabei zu einem mittelstarken, abgeplatteten Nerven. Dieser läuft vor dem Bündel der Retinanerven seitwärts weiter und tritt mit ihnen in die Augenkapsel ein, wo er sich sogleich in drei Äste aufteilt. Der hintere und der mittlere von ihnen lassen sich bis in die Muskelhaut des Auges verfolgen, in der sie sich auffasern. Vielleicht versorgen sie auch noch die Argentea externa. Der vordere Ast aber zerteilt sich weiter in drei Zweige, die alle den Augenknorpel an seiner Vorderseite nach außen durchbrechen, und zwar die beiden vorderen durch ein gemeinsames Foramen. Sie laufen dann eine kurze Strecke außen auf dem Augenknorpel seitwärts weiter,

wenden sich dabei fächerförmig auseinander und durchbrechen schließlich wieder die feine durchsichtige Membran, in die sich der Augenknorpel fortsetzt, um mit ihren Fasern den vorderen oberen Teil der Muskelhaut des Auges zu innervieren. Ob sie während ihres extraorbitalen Verlaufs, den ich auf beiden Seiten feststellen konnte, Fasern abgaben, kann ich leider nicht angeben.

Bei *Stauroteuthis* weist der N. ophthalmicus superior anterior einige kleine Abweichungen auf. Er entspringt nur mit einer Wurzel unmittelbar über dem N. opticus. Sie dürfte also der hinteren Wurzel des Nerven bei *Cirroteuthis umbellata* entsprechen. Infolge des soweit hinten gelegenen Usrprungs ist der Nerv von der Oberseite des Augenganglions an dessen hintere Seite hinabgeglitten, so daß er also wie der N. ophthalmicus superior posterior hinter dem Augenganglion seitwärts läuft. Er biegt jedoch bei seinem Eintritt in die Orbitalhöhle wieder nach vorn ab, kommt auf die Vorderseite des Bündels der Retinanerven zu liegen und splittert sich dann in drei bis fünf Äste auf, von denen zwei weiter innerhalb der Orbita verlaufen und den vorderen oberen Teil der Muskelhaut des Auges innervieren. Die übrigen durchbrechen den Orbitalknorpel durch drei weite Foramina, laufen extraorbital weiter und verhalten sich weiterhin wie die entsprechenden Nervenäste von *Cirroteuthis umbellata*.

4. Nervus ophthalmicus superior posterior. Dieser Nerv (Taf. IX, Fig. 5 u. 6 *n.ophth.sup.post.*) entspringt an der hinteren Seitenwand des Ganglion cerebrale, beinahe schon auf der hinteren Seitencommissur, verläuft als kräftiger, runder Nerv in der Kopfhöhle hinter dem Ganglion opticum seitwärts und tritt dann hinter dem Bündel der Retinanerven in die Orbita ein. Kurz vorher schwillt er aber bei *Cirroteuthis umbellata* noch zu einem kleinen, spindelförmigen Ganglion an, dem Ganglion ophthalmicum. Nach seinem Eintritt in die Orbita gibt er nach vorn einen feinen Zweig ab. Er selbst aber durchbricht sofort den Orbitalknorpel an seiner hinteren oberen Wölbung, nahe an seinem medianen freien Rande, und zieht dann seitwärts außen über den Augenknorpel hinweg. Dabei gabelt er sich in zwei Äste, welche sich der Membran, in die sich der Augenknorpel fortsetzt, eng anschmiegen, und über sie hinweg zum Sphincter oculi laufen, in den der hintere Ast eintritt, ohne sich vorher noch zu verzweigen, während der vordere sich erst in drei feine Zweige auflöst. Zweige an den M. nuchalis, wie dies Pfefferkorn bei den Octopoden und *Argonauta argo* beobachtet hat, gibt er nicht ab, dagegen ist es sehr wahrscheinlich, daß er den auf dem Auge gelegenen Haut-

komplex mit innerviert. Der feine Zweig, den der Nerv kurz nach Verlassen des Ganglion ophthalmicum nach vorn abgibt, durchbricht nicht den Orbitalknorpel, sondern wendet sich auf der Argentea externa und der Muskelhaut, an die er einen feinen Zweig abgibt, nach vorn, biegt dann schräg nach außen um und ist als äußerst feines Fäserchen bis in die Iris zu verfolgen. Zwar war es mir unmöglich, ihn bis zur Iris frei zu präparieren, dazu war er zu fein, jedoch konnte ich durch geeignete Beleuchtung ihn als seidenglänzende Faser deutlich hervorschimmern sehen und ihn so mit aller Sicherheit bis in die Iris verfolgen. Wir haben es hier offenbar mit dem feinen Ramus iridicus des N. ophthalmicus superior posterior zu tun, den PFEFFERKORN bei den Octopodiden und *Argonauta argo* beschrieben hat, und den er als Erregungsnerv für die Chromatophorenspiele der Iris anspricht.

Für *Opisthoteuthis* beschreibt MEYER diesen Nerv als N. ophthalmicus superior. Er erwähnt zwar weder eine ganglionäre Anschwellung noch einen Zweig, der zur Iris geht, jedoch stimmt dieser Nerv in seinem sonstigen Verhalten mit dem von *Cirroteuthis umbellata* überein.

MEYER beschreibt schließlich noch einen schwachen, vom Ganglion cerebrale abgehenden Nerven, den N. anterior, der die Schädelkapsel durchbohrt und den M. anterior versorgt. Ich konnte weder bei *Cirroteuthis umbellata* noch bei *Stauroteuthis* einen derartigen Nerven auffinden, obgleich ich genau darauf acht gegeben habe. Auch PFEFFERKORN hat keinen entsprechenden Nerven bei den von ihm untersuchten Formen feststellen können.

b) Nerven des Ganglion pedale.

5. Nervi statici. Die beiden statischen Nerven entspringen aus der Seitenfläche des Ganglion pedale, gerade unter dem N. ophthalmicus inferior und dem N. olfactorius und etwas hinter und über dem vorderen Trichternerven. Der vordere übertrifft den hinteren um das Doppelte an Stärke. Sie ziehen ventralwärts zu der Statocystenkapsel und durchbrechen deren Knorpel bei *Cirroteuthis umbellata* gerade da, wo mit ihm die Statocyste fest verwachsen ist, bei *Stauroteuthis* etwas weiter seitlich davon. Der hintere, schwächere Nerv zieht, der Wand der Statocyste innen platt angedrückt, zu deren der Leber zugekehrten, also hinteren Fläche. Dort ist bei *Cirroteuthis umbellata* die Statocystenwand zu einem flachen Wulste verdickt, auf dessen oberem und unterem Ende sich je ein zapfenförmiger Vorsprung erhebt. (Auf Taf. IX, Fig. 6 ist nur der untere Zapfen darge-

stellt.) Zwischen diesen beiden Zapfen legt sich der Nerv über den Wulst hinweg und tritt an die Crista statica heran, die unmittelbar hinter dem Wulste beginnt. Bei *Stauroteuthis* verläuft der Nerv seitlich vom bindegewebigen Wulste. Ich bezeichne diesen hinteren der beiden statischen Nerven als N. cristae staticae posterior (Taf. IX, Fig. 6 *n.crist.stat.post.*). Der vordere, bedeutend stärkere Nerv teilt sich bei *Stauroteuthis* schon kurz nach seinem Ursprung beim Durchbrechen der knorpligen Statocystenkapsel in zwei gleich starke Äste, die sich in ihrem weiteren Verlaufe als platte Nerven ebenfalls der Wand der Statocystenblase innen anlegen. Der hintere der beiden Äste innerviert die Macula statica. Er ist bis zu ihrer Mitte zu verfolgen, auf der er sich radiär auffasert. Ich bezeichne ihn als N. maculae staticae (Taf. IX, Fig. 6 *n.mac.stat.*). Der vordere Ast legt sich als N. cristae staticae anterior (Taf. IX, Fig. 6 *n.crist.stat.ant.*) der Crista ziemlich an ihrem vorderen, der Macula genäherten Ende an, läuft ein Stück an ihr entlang und strahlt mit seinen Fasern allmählich in sie ein.

Die Crista statica wird somit von zwei Nerven versorgt, ein Verhalten, das meines Wissens Chun (1914) nur noch für *Bolitaena* nachgewiesen hat. Dort entspringt der N. cristae staticae anterior sogar als selbständiger Nerv, so daß *Bolitaena* drei Nn. statici besitzt.

Meyer beschreibt für *Opisthoteuthis* jederseits nur einen statischen Nerven, der sich bei seinem Eintritt in die Statocyste in zwei Äste, den N. maculae staticae und den N. cristae staticae teilt. Ob der letztere dem N. cristae staticae anterior oder posterior von *Cirroteuthis* entspricht, ist nicht ersichtlich.

6. Nervus infundibuli anterior. Der vordere Trichternerv (Taf. IX, Fig. 6 *n.infund.ant.*) entspringt von der Unterseite des Pedalganglions beiderseits und ein wenig nach vorn von dem Foramen, das den beiden Arteriae pedales zum Durchtritt durch die Suboesophagealportion des Gehirnes dient. Er ist bei beiden von mir untersuchten Formen ein Nerv mittlerer Stärke und zieht jederseits nahe der Medianebene an der Vorderwand der Statocystenkapsel abwärts, läuft dann, in gallertiges Bindegewebe eingebettet, bei *Cirroteuthis umbellata* über die Außenseite der mächtigen Vena cephalica hinweg und zwischen den beiden an der Basis des unteren Armpaares ansetzenden Stämmen des M. depressor infundibuli hindurch zur dorsalen Wand des Trichters. Bei *Stauroteuthis* verläuft er noch vor den beiden Schenkeln des äußeren Armvenenringes, beiderseits des Ductus reuniens. Schon kurz nach seinem Ursprung tritt an ihn die Arteria

infundibuli propria von hinten heran und legt sich ihm während seines ganzen Verlaufes bis zum Trichter so fest an, daß man auf den ersten Blick Nerv und Arterie für ein einheitliches Gebilde hält. Erst auf der Trichterwand trennt sie sich von ihm. Kurz bevor der Nerv an der suprainfundibularen Erweiterung der Vena cephalica vorüberkommt, gibt er einen Ast ab, der mit einem Zweig den zur Basis des vierten Armpaares ziehenden Stamm des M. depressor infundibuli versorgt, mit einem andern die dünne, von der Statocystenkapsel zur Basis des dritten Armes ziehende Muskellage innerviert. Der Nerv dringt schließlich in die Trichtermuskulatur ein, in der er sich reichlich verzweigt. Ein Ganglion infundibuli, wie es PFEFFERKORN bei *Eledone* und *Octopus* aufgefunden hat, konnte ich weder bei *Cirroteuthis umbellata* noch bei *Stauroteuthis* nachweisen.

Bei *Opisthoteuthis* ist der N. infundibuli anterior in ganz entsprechender Ausbildung vorhanden. Daß er hier auf dem Grunde der Leberkapsel nach hinten zieht, ist lediglich durch die eigentümliche Deformierung des Körpers bedingt.

7. Nervus ophthalmicus inferior. Dieser Nerv (Taf. IX, Fig. 6 *n.ophth.inf.*) entspringt bei *Cirroteuthis umbellata* an der Hinterfläche des Pedalganglions, dicht unter dem Opticusstiel und gerade über der Ursprungsstelle der beiden statischen Nerven. Dicht hinter ihm, aber doch mit selbständiger Wurzel, verläßt der N. olfactorius das Gehirn. Der untere Augennerv zieht in seitlicher Richtung vor dem Ganglion opticum über die dorsale, knorpelige Wand der Statocystenkapsel hinweg zu der Orbitalhöhle, in die er durch das weite Foramen des Orbitalknorpels eintritt. Er läuft dann unter dem »weißen Körper« hinweg, unter dem er sich in zwei Äste aufteilt. Der eine von ihnen läuft, der ventralen Partie des Orbitalknorpels lose angelagert, seitwärts und verstreicht in der unteren Portion der dünnen Muskelhaut des Auges, die sich ringsherum am Orbitalknorpel ansetzt und deren Fasern etwa radiär zum Bulbus ausstrahlen. Der vordere Nervenast durchbricht den Orbitalknorpel dicht an seiner Ansatzstelle an die seitliche Wand der Statocystenkapsel, läuft extraorbital an der Unterseite des Auges über den Orbitalknorpel und die durchsichtige Haut, in die er sich fortsetzt, hinweg zum Sphincter oculi. — Bei *Stauroteuthis* ist dieser Nerv ungewöhnlich kräftig ausgebildet. In seinem Ursprung und Verlauf stimmt er mit dem von *Cirroteuthis umbellata* völlig überein. Jedoch splittert er sich in der Orbitalhöhle unter dem »weißen Körper« in zahlreiche Äste auf, von denen einige die untere Partie des Augenmuskels versorgen, vier aber

durch auffällig weite Foramina den Orbitalknorpel durchbrechen. Zwei Äste von ihnen ließen sich bis zum Sphincter oculi verfolgen.

In seinem Ursprung und Versorgungsgebiet entspricht der N. ophthalmicus inferior also vollkommen dem der Octopodiden, nur findet sich bei den von mir untersuchten Formen, wie auch bei *Opisthoteuthis*, keine ganglionäre Anschwellung, die PFEFFERKORN als Ganglion ophthalmicum inferius bezeichnet.

8. Nervus oculomotorius inferior posterior. Dieser ansehnliche, den N. ophthalmicus inferior an Stärke übertreffende Nerv (Taf. IX, Fig. 6 *n.oculom.inf.post.*) entspringt beiderseits ziemlich an der oberen Kante des Pedalganglions, ebenfalls wie jener dicht am N. opticus, aber an dessen vorderer Seite. Er läuft neben dem N. ophthalmicus inferior vor dem Augenganglion seitwärts in die Orbitalhöhle und zweigt sich nach seinem Eintritt in dieselbe in drei Äste auf. Diese ziehen in der eingeschlagenen Richtung unter dem »weißen Körper« hinweg, weiterhin zwischen den ventralen Teil des Orbitalknorpels und der innen an ihm ansetzenden Muskelschicht des Auges hindurch, indem sie seitlich auseinanderweichen und sich allmählich in zahlreiche Fasern zerteilen, die bei *Cirroteuthis umbellata* an einem hellbraunen Streifen herantreten. Dieser eigenartige, mir seiner Natur nach vollkommen rätselhafte Streifen von etwa 1 mm Dicke läuft an der Unterseite der Augenhöhle beinahe halbkreisförmig von vorn nach hinten. Er liegt in der Zone, wo der Orbitalknorpel an seinem seitlichen Rande in das dünne, durchsichtige Häutchen übergeht. Einen einzigen Zweig habe ich über diesen Streifen hinaus verfolgen können. Er ging vom mittleren Ast ab und verlor sich in der Muskelschicht des Auges. Auch für *Opisthoteuthis* beschreibt MEYER diesen Streifen von hellbrauner Farbe, zu dem einige Äste des N. oculomotorius posterior inferior ziehen, die sich durch größere Stärke und eine andre Färbung auszeichnen. Auch ich habe gefunden, daß alle in der Orbitalhöhle gelegenen Teile dieses Nerven sich durch eine etwas intensivere Gelbfärbung von den übrigen unterscheiden. Bei *Stauroteuthis* zeigt der Nerv ein völlig normales Verhalten, indem er mit allen seinen Zweigen in die Muskelschicht des Auges eindringt.

9. Nervus oculomotorius inferior anterior. Der etwas schwächere N. oculomotorius inferior anterior (Taf. IX, Fig. 6 *n. oculom.inf.ant.*) entspringt in der Höhe des N. ophthalmicus inferior seitlich aus dem Pedalganglion, etwa an dessen Grenze gegen das Armganglion. Er zieht mit dem eben erwähnten Nerv und dem

N. oculomotorius inferior posterior gemeinsam in die Augenhöhle. Kurz vor dem Eintritt in sie teilt er sich in zwei Äste, die vor dem »weißen Körper« an dem Orbitalknorpel entlang seitwärts laufen und die vordere, sowie die vordere untere Partie der Muskelhaut des Auges innervieren. — Bei *Opisthoteuthis* ist ein genau entsprechender Nerv, der N. oculomotorius anterior inferior, vorhanden.

In seinem Verbreitungsgebiet entspricht dieser Nerv mit dem vorher beschriebenen N. oculomotorius inferior posterior zusammen dem N. oculomotorius anterior der Octopoden, wie dies auch PFEFFERKORN schon festgestellt hat.

c) Nerven des Ganglion brachiale.

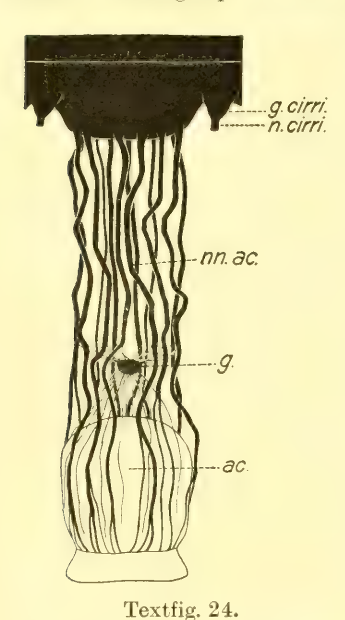
10. Nervi brachiales. Die Armnerven (Taf. IX, Fig. 5 u. 6 *n.brach.* 1, 2, 3, 4) entspringen mit regelmäßigen Zwischenräumen in etwa halbkreisförmiger Anordnung vom Vorderrande des Ganglion brachiale, das sich ja muldenförmig der unteren Seite des Oesophagus anlegt. Die beiden dorsalen Armnerven sind also schon an ihren Ursprungsstellen durch die dazwischen liegende Speiseröhre weit voneinander getrennt. Alle acht Nerven ziehen nun an der Innenseite des membranösen Kanals, der aus der Muskulatur der Armbasis hervorgegangen ist, über den Schlundkopf hinweg, indem sie sich seiner Rundung eng anschmiegen, und dringen schließlich in die Arme ein. Während dieses Verlaufes platten sie sich keineswegs, wie dies bei den Octopodiden und *Argonauta argo* der Fall ist, zu einem breiten Bande ab, sondern behalten ihren rundlichen Querschnitt immer bei. Dies mag vielleicht dadurch bedingt sein, daß der membranöse, von ungemein zartem Gewebe erfüllte Kanal, keinen Druck auf die unter ihm vorbeistreichenden Nerven ausübt, wie dies ja durch die kräftige Pfeilermuskulatur bei den Octopoden und Decapoden allgemein geschieht. Bei ihrem Eintritt in die Arme biegen sie nur sehr sanft nach außen ab.

An der Armbasis werden sie alle durch die kräftige Ringcommissur, die Commissura interbrachialis, miteinander verbunden. Sie ist auf Fig. 6 in situ dargestellt Diese bei den Myopsiden einfache Commissur hat sich bei den Oegopsiden und bei sämtlichen Octopoden in eine Doppelcommissur zersplittert, derart, daß in der Nähe des Armnerven sich von der Hauptcommissur ein Zweig abspaltet, dann frei unter dem Nerv als Nebencommissur hinwegläuft, um sich auf dessen andrer Seite wieder mit der Hauptcommissur zu vereinigen. Die Nebencommissur ist immer schwächer als die Hauptcommissur.

Letztere setzt sich breit, aber ohne ganglionäre Anschwellung seitlich an den Armnerven an und läßt einen großen Teil ihrer Fasern nach vorn umbiegen und erst allmählich in dessen äußeren, nur aus Fasermasse aufgebauten Teil einstrahlen. Auf Taf. IX, Fig. 6 sind diese Verhältnisse deutlich zu sehen. Da ich den vollkommen freien Durchtritt der Nebencommissur unter den Armnerven bei *Cirroteuthis umbellata* wie auch bei *Stauroteuthis* immer mit voller Sicherheit feststellen konnte, ein Verhalten, das schon MEYER, gestützt auf seine Befunde an *Opisthoteuthis* ganz richtig vermutete, so ist wohl endgültig der von BROCK auf Grund der Abbildungen von REINHARDT und PROSCH (Taf. V, Fig. 2) aufgestellte dritte Typus einer Armnervencommissur hinfällig geworden, wonach bei *Cirroteuthis Mülleri* auch die Nebencommissur am Armnerven ansetzt.

Im Arme verläuft der Nerv, an Stärke allmählich abnehmend, in den unteren, den Saugnäpfen zugekehrten Raum nach vorn bis zur Armspitze. Er wird dabei immer von der Armarterie begleitet, die auf seiner Außenseite in einer flachen Rinne verstreicht. Er liegt immer dem inneren Längsmuskelstamm der Arme fest an und ist von einer Bindegewebescheide umhüllt. In seinem Bau stimmt er selbst in seinen Einzelheiten mit dem von *Opisthoteuthis* völlig überein. Er zeigt den typischen, etwa T-förmigen Querschnitt, an dem man deutlich drei Zonen unterscheiden kann. Die Rindenzone, ausschließlich aus Ganglienzellen bestehend, hat im Querschnitt eine hufeisenförmige Gestalt. Über jedem Saugnapf ist dieser Belag von Ganglienzellen besonders dick, so daß man deutlich eine Reihe von langgezogenen Ganglien unterscheiden kann. Aus jedem derselben brechen in zweizeiliger Anordnung 8—12 Nerven für die Saugnäpfe hervor. Zwischen diesen Ganglien ist also der Zellenbelag etwas dünner und zeigt nur an den beiden Seiten des Nervs kleine paarige Anschwellungen von zapfenförmiger Gestalt. Es sind die Ganglien für die Cirren, denn aus jedem von ihnen geht ein kräftiger N. cirri hervor. Die Ganglienzellen, welche die Rindenzone aufbauen, sind nach GUÉRIN (1908) unipolar. Ihre Fortsätze sind alle wenigstens zu Anfang nach innen gerichtet und nehmen den Hauptanteil an der Bildung der Medullarzone. Der Rest dieser zweiten Zone wird von den Neuriten sensibler oder motorischer Zellen gebildet, die außerhalb des nervösen Achsenstranges liegen. Der obere, breit ausladende Teil endlich, als dritte Zone, besteht aus Achsencylindern, die unmittelbar aus dem Hirn kommen. Sie bilden zwei seitliche Bündel, zwischen die hinein Bindegewebsmassen der Nervenscheide eindringen.

Von den zahlreichen, aus dem nervösen Achsenstrang hervorkommenden Nerven sind die weitaus stärksten die für die Saugnäpfe. Sie durchbrechen den inneren Längsmuskelstamm des Armes und verlaufen, in pigmentiertes Bindegewebe eingebettet, innerhalb der etwa zu einem Kegelmantel angeordneten Befestigungsmuskulatur des Saugnapfes. Sie enden hauptsächlich am äußeren Rande der von NIEMEC (1885) als Infundibulum bezeichneten Randscheibe und machen diese zu einem offenbar höchst sensiblen Organ. Bevor sie jedoch noch den Saugnapf erreichen, gibt jeder von ihnen — und das habe ich bei *Cirroteuthis umbellata*, wie auch bei *Stauroteuthis* am Präparate unter der Lupe immer deutlich beobachtet — einen äußerst feinen Zweig ab, der an ein kleines, zentral zwischen den Saugnapfnerven gelegenes Ganglion herantritt (Textfig. 24). NIEMECs Behauptung, dies Ganglion sei eine Anschwellung eines einzigen Saugnapfnerven, wurde schon von GUÉRIN (1908, S. 127) mit Recht zurückgewiesen. Er hebt ganz richtig hervor, daß es bei *Octopus vulgaris* mit mindestens zwei Saugnapfnerven in Verbindung stehe. Ich habe schon betont, daß überhaupt jeder Saugnapfnerv ein feines Ästchen an das Ganglion entsendet. Nach GUÉRIN ist dies Ganglion aus der Verschmelzung zweier, aus motorischen Elementen aufgebauter Ganglien entstanden. Er unterscheidet dementsprechend zwischen einer »région acétabulaire« und einer »région brachiale«, die noch durch eine Bindegewebsschicht voneinander getrennt seien. Ob freilich die aus dem Ganglion hervorgehenden Nerven, von denen ein Teil die Befestigungsmuskulatur des Saugnapfes, der andre Teil bestimmte Muskelzüge des Saugnapfes innervieren soll, auch nach ihrem Ursprung eine reinliche Sonderung in entsprechende Gruppen, deren eine der »région brachiale«, die andre der »région acétabulaire« zugehöre, möglich sei, konnte er nicht entscheiden. Da ich bei meinen Schnittpräparaten keine specifische Nervenfärbung angewendet habe, kann ich hierüber kein Urteil abgeben. Mittels freier Präparation konnte ich nur zahlreiche Nerven von dem Ganglion an dem Saugnapf feststellen.



Textfig. 24.
Armnerv mit Saugnapfnerven von *Cirroteuthis umbellata*.

Die übrigen, von dem nervösen Achsenstrang des Armes abgehenden Nerven durchbrechen alle die seitlichen Partien der ganglionären Rindenzone, lassen aber sonst kaum eine regelmäßige Anordnung erkennen. Die zu oberst entspringenden Nerven (Textfig. 10) innervieren das Längsseptum des Armes und die äußeren Partien der Stammuskulatur, die weiter unten entspringenden, etwas schwächeren und kürzeren Nerven verzweigen sich in deren seitlichen und inneren Partien. Ich konnte nun sehr oft beobachten, daß diese Nerven durch einen feinen Zweig mit Nervensträngen in Verbindung stehen, welche die Arme in ihrer ganzen Länge durchziehen. Diese Nervenstränge sind in der Vierzahl vorhanden. Das eine Paar liegt seitlich in dem äußeren Längsmuskelstamm eingelagert, das andre Paar verläuft jederseits in der Rinne, welche den inneren Längsmuskelstamm von den beiden inneren seitlichen scheidet. Es sind die von GUÉRIN entdeckten intramuskulären Ganglienleisten (cordons nerveux intramusculaires, Fig. 9 *Gl.*), von denen allen Octopoden vier, den Decapoden sechs zukommen. GUÉRIN konnte sie nur auf Schnittpräparaten auffinden. Bei beiden von mir untersuchten Formen gelang es leicht, sie in ihrer ganzen Länge frei heraus zu präparieren. Ein eigentümliches Verhalten zeigen die inneren Paare dieser Ganglienleisten an der Armbasis, indem sie mit den beiden seitlichen Muskelbündeln des inneren Längsmuskelstammes nach außen umbiegen, sich gegenseitig überkreuzen und sich schließlich innerhalb des durch die Verflechtung dieser Längsmuskelstämme hervorgegangenen Muskelringes verzweigen. Ob sie gegenseitig in Verbindung miteinander treten, konnte ich wegen der äußersten Feinheit ihrer Zweige, die sich gegen die weißen Muskelfasern nicht abhoben, nicht feststellen.

11. Nervi antorbitales superiores. Als Nervi antorbitales superiores (Taf. IX, Fig. 5 u. 6 *n.antorb.sup.*) möchte ich zwei Nerven bezeichnen, die dicht beieinander aus der Seitenfläche des Ganglion brachiale, etwas nach hinten von der Ursprungsstelle des ersten Armnerven entspringen. Der hintere Nerv ist immer der stärkere von beiden. Er läuft unmittelbar vor dem Augenganglion seitwärts und gibt vor diesem einen, manchmal auch zwei Äste ab, die in der geräumigen Hirnhöhle schräg nach oben außen ziehen, die durchscheinende Bindegewebshaut, welche die Hirnhöhle dorsal abgrenzt, durchbrechen und den mehr medianen Teil der darüberliegenden muskulösen »Kopfdecke« innervieren. Der Nerv selbst läuft in der eingeschlagenen Richtung vor dem Bündel der Retinanerven weiter und teilt sich in drei bis vier Äste auf, welche die erwähnte Bindegewebs-

haut durchdringen und sich in den seitlichen Partien der breiten muskulösen »Kopfdecke« auffasern. Nur ein Ast ist bis in die seitlichen der zwischen den Augen darüber hinziehenden Stämme des M. nuchalis zu verfolgen. Der schwächere, vordere N. antorbitalis superior zieht ebenfalls vor dem Augenganglion schräg nach oben außen, durchbricht in gleicher Weise die Bindegewebsmembran und innerviert die mehr median gelegenen Partien der muskulösen »Kopfdecke« und die beiden mittleren Stämme des M. nuchalis. Bei *Stauroteuthis* fand ich rechts drei, links vier entsprechende Nerven.

In ihrem Verbreitungsgebiet stimmen die Nn. antorbitales superiores vollkommen mit denen der von PFEFFERKORN untersuchten Formen überein, nur entspringen sie dort unmittelbar aus dem ersten Armnerven. — Bei *Opisthoteuthis* möchte ich die Homologa dieser Nerven unter den Nn. interbrachiales der ersten und zweiten Armnerven suchen.

12. Nervi antorbitales inferiores. Die unteren Antorbitalnerven (Taf. IX, Fig. 6 *n.antorb.inf.*) werden bei *Cirroteuthis umbellata* durch drei Nervenstämme dargestellt. Zwei davon entspringen an der Basis des dritten, bzw. des vierten Armnerven, der dritte stärkste aber nimmt weiter oben, ziemlich an der Grenze des Armganglions gegen das Ganglion pedale seinen Ursprung. Dieser etwas abgeplattete Nerv läuft nach unten außen an der Vorderwand der Statocystenkapseln entlang zu dem Muskel, der jenen vorn anliegt, sich aber an der Ansatzstelle des Orbitalknorpels mit breiter Basis ablöst und zur Basis des dritten Armes zieht. Er wurde schon mehrfach erwähnt. An diesen Muskel gibt der Nerv einige feine Zweige ab, biegt nun ventralwärts um und spaltet sich in mehrere Zweige auf, welche alle den dünnen seitlichen Stamm des M. nuchalis innervieren, der von der Flanke der Mantelmuskulatur seitlich an der Statocystenkapsel vorüber, also unterm Augenbulbus hinweg, zur Basis des zweiten Armes zieht. Der eben beschriebene Nerv ist mit dem N. inferior von *Opisthoteuthis* homolog.

Der an der Basis des dritten Armnerven entspringende, ziemlich schwache Antorbitalnerv zieht ebenfalls nach unten außen über die Vorderwand der Statocystenkapsel hinweg und innerviert das schmale Muskelband, das den Orbitalknorpel in seiner vorderen, der Statocyste genäherten Partie mit der Basis des dritten Armes verbindet.

Der dritte untere Antorbitalnerv endlich ist nicht immer nachweisbar. Er zieht ebenfalls von der Statocystenkapsel ventralwärts

und dringt in den Stamm des M. depressor infundibuli ein, noch bevor er an der Basis des vierten Armpaares ansetzt.

Diese beiden letzteren Nerven erwähnt MEYER bei *Opisthoteuthis* nicht. PFEFFERKORN hat bei allen seinen Formen nur einen, allerdings typischen Antorbitalnerven auffinden können, der an der Basis des dritten und vierten Armnerven entspringt. Ich glaube jedoch, daß die von ihm als Nervi interbrachiales beschriebenen Nerven mit unter meinen unteren Antorbitalnerven ihre Homologa finden.

Bei *Stauroteuthis* entspringt unmittelbar an der Basis des vierten Armnerven ein schwacher unterer Antorbitalnerv, der an der Vorderwand der Statocystenkapsel, seitlich vom N. infundibuli anterior, ventralwärts verläuft und mit seinen beiden Zweigen den Stamm des M. depressor infundibuli innerviert, kurz bevor dieser an der Basis des vierten Armpaares ansetzt.

Ferner verlassen kurz hinter der Ursprungsstelle des dritten Armnerven zwei kräftige Nerven das Hirn. Der eine von ihnen zieht ebenfalls dicht an der Vorderwand der Statocystenkapsel nach unten seitwärts und fasert sich mit allen seinen Ästen in dem Muskel auf, welcher seitlich an der Statocystenkapsel entspringt, über deren Unterseite schräg nach vorn zieht und mit dem Stamm des M. depressor infundibuli gemeinsam an der Basis des vierten Armpaares ansetzt. Der zweite Nerv zieht an der Vorderseite der Statocystenkapsel fast rein seitwärts und teilt sich in dem Muskel auf, der mit dem vorigen zusammen entspringt, aber zur Basis des dritten Armpaares zieht.

d. Nerven des Ganglion viscerale.

13. Nervus oculomotorius superior posterior. Dieser Nerv (Taf. IX, Fig. 5 u. 6 *n.oculom.sup.post.*) entspringt oben aus der sanft aufgerichteten Seitenwand des Visceralganglions, in dem Winkel, den dieses mit der breiten Commissura lateralis posterior bildet, dicht unter dem N. ophthalmicus superior posterior und vor dem Mantelnerven. Er gleicht hierin somit völlig dem N. oculomotorius superior posterior von *Opisthoteuthis*. Mit diesem stimmt er bei *Cirroteuthis umbellata* auch insofern überein, als er mit dem N. capsulae hepaticae, wie ich den dem N. posterior von *Opisthoteuthis* entsprechenden Nerven bezeichnen will, gemeinsam entspringt und sich von ihm erst beim Kreuzen mit der Vena ophthalmica abzweigt.

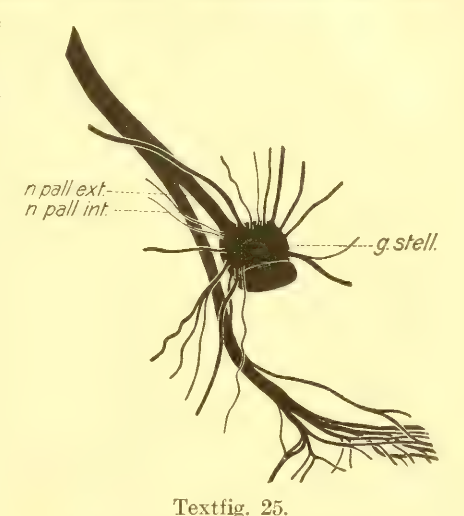
Bei *Stauroteuthis* entspringen beide obengenannten Nerven getrennt, aber dicht nebeneinander. Der N. oculomotorius zieht mit dem N. ophthalmicus superior posterior gemeinsam hinter dem Augen-

ganglion seitwärts, tritt durch das weite Foramen in die Orbita ein und zweigt sich mit zwei bis drei Ästen in den Muskelzügen auf, welche von der Innenseite des hinteren Teiles des Orbitalknorpels nach oben außen zum Bulbus ziehen.

14. Nervus capsulae hepaticae. Dieser Nerv (Taf. IX, Fig. 5 u. 6 *n.caps.hep.*) zieht innerhalb der Kopfhöhle vor dem Mantelnerven in der Kopfhöhle schräg nach hinten außen und ein wenig nach oben, durchbricht unter dem seitlichen der zwischen den Augen verlaufenden Stämme des M. nuchalis die dünne Bindegewebsmembran, welche die Kopfhöhle nach oben abschließt, und erreicht die dorsale Partie der muskulösen Leberkapsel gerade unter dem vorderen Rande der Mantelmuskulatur. Nunmehr splittert sich der Nerv in vier bis sechs Zweige auf, welche nach hinten verlaufen und bald in die Muskulatur des dorsalen Teiles der Leberkapsel eindringen. Fasern an die seitlichen Nuchalisstämme, wie sie Meyer für *Opisthoteuthis* nachgewiesen hat, habe ich nicht auffinden können.

15. Nervus pallialis. Die beiden außerordentlich kräftigen, den Nn. brachiales an Stärke kaum nachstehenden Mantelnerven (Taf. IX, Fig. 5 u. 6 *n.pall.*) entspringen wie bei den übrigen Octopoden vom oberen Seitenrande des Visceralganglions, nur wenig hinter der mächtigen Commissura lateralis posterior. Sie haben runden bis elliptischen Querschnitt und ziehen beiderseits des Oesophagus schräg nach hinten außen über die mächtige Statocystenkapsel hinweg, bis sie die Leber erreichen, die ja unmittelbar an diese Knorpelkapseln anstößt. Noch während dieses Verlaufes geben die Mantelnerven als schwachen Ast den N. accessorius pallialis ab. An der Leber angekommen, biegen sie seitwärts ab und laufen nun am Vorderrande und später an der Seitenfläche dieser Drüse, der Innenfläche der muskulösen Leberkapsel eng angeschmiegt, schräg nach hinten außen, durchbrechen hinter der dorsalen Mantelhöhle die Leberkapsel und treten auf die seitliche Mantelmuskulatur über, auf der sie sich in zwei etwa gleichstarke Stämme spalten. Nur der äußere, mehr ventrale von beiden Stämmen tritt in das Ganglion ein, der innere zieht am dorsalen Rande des Ganglions völlig frei nach hinten und steht mit ihm bei beiden von mir untersuchten Formen nur noch, ähnlich wie bei *Ommatostrephes* unter den Oegopsiden, durch einen zweiten Schenkel in Verbindung. Das gleiche Verhalten trifft nach Reinhardt und Prosch (Taf. V, Fig. 2) auch für *Cirroteuthis Mülleri* zu, während bei *Opisthoteuthis* wie bei allen Octopoden der zweite Schenkel fehlt.

Das Ganglion stellatum (Textfig. 25) liegt unmittelbar unter der Haut in dem Winkel, den die Mantelmuskulatur und die Leberkapsel miteinander bilden, kurz vor den Enden der Flossenstütze. Seine Gestalt ist in allen Fällen die eines Rechteckes, dessen längere Seiten in der Richtung des Mantelnerven gelegen sind. Von seinen freien Rändern strahlen nach allen Seiten sternförmig zahlreiche Nerven aus; bei *Stauroteuthis* auffallend wenige an dem hinteren Rande des Ganglions. Die Nerven dringen bald in die Mantelmuskulatur ein, in der sie zum Teil auf der äußeren Längsmuskelschicht, zum Teil zwischen den Radiärfasern auf der inneren Ringmuskelschicht in oft eigentümlich geschlängeltem Verlaufe verstreichen und sich sehr weit verfolgen lassen, so die hintersten bis ziemlich zum hinteren Körperpole. Anastomosen gehen sie nicht miteinander ein. Ebenso habe ich nie eine Commissur zwischen den beiden Sternganglien finden können, wie auch Pfefferkorn dieselbe für die von ihm untersuchten Formen in Abrede stellt.



Textfig. 25.
Rechtes Sternganglion von *Stauroteuthis* sp.

Der innere, am Sternganglion vorüberziehende Stamm des Pallialnerven (N. pallialis internus) steht ausschließlich im Dienste der Innervierung der Flosse. Er spaltet sich in der Höhe des Hinterrandes des Ganglions in mehrere Äste auf, die sich bald weiter verzweigen und von vorn an die Basis der Flosse herantreten. Im Gegensatz zu *Opisthoteuthis* treten die Nerven, die vom Sternganglion kommen, nie in die Flossenmuskulatur ein.

Durch die Abspaltung des N. pallialis internus zeigt der Mantelnerv der Cirroteuthiden ähnliche Verhältnisse wie bei *Sepia*, wo auch der innere Ast im Dienste der Flosseninnervierung steht.

16. Nervus accessorius pallialis. Als Nervus accessorius pallialis (Taf. IX, Fig. 5 *n.acc.pall.*) möchte ich einen schwachen Nerven bezeichnen, der sich vom Mantelnerven bei dessen Übertritt auf die Leber loslöst, innerhalb der Leberkapsel seitwärts zieht, ihre Muskelwandung durchbricht und sich auf der hinter den Augen

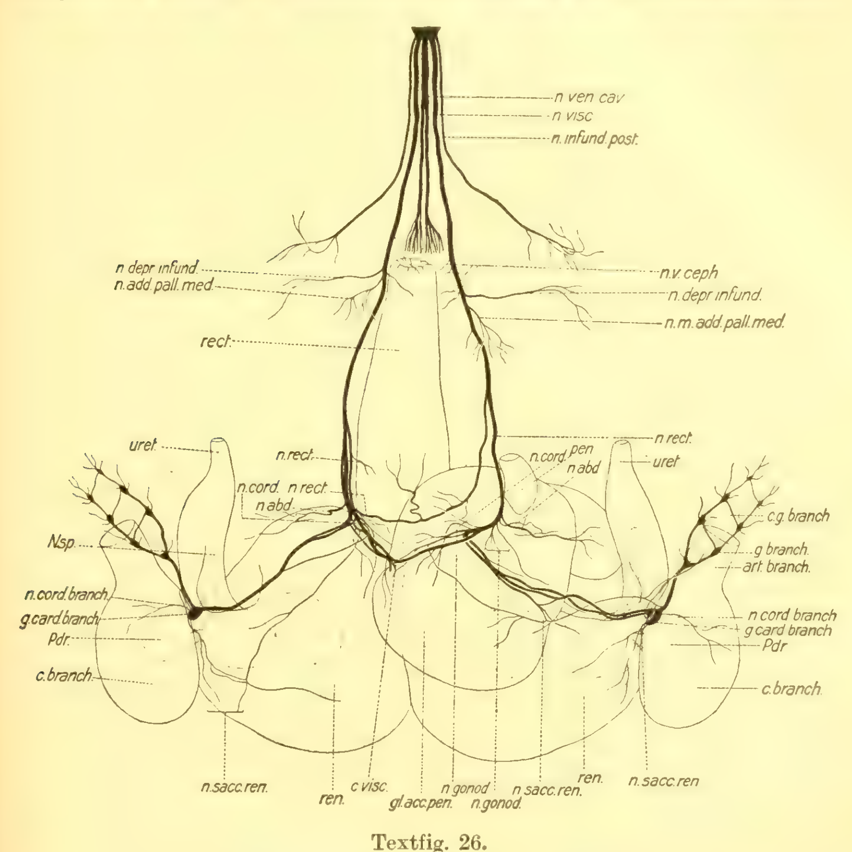
gelegenen Mantelmuskulatur aufzweigt. Er ist unzweifelhaft dem N. collaris der andern Octopoden homolog. Da er aber nicht selbständig aus dem Gehirn entspringt, sondern erst sehr spät sich vom Mantelnerven abzweigt und namentlich nicht den Kragenmuskel innerviert, denn ein solcher ist bei den von mir untersuchten Formen in der ganzen dorsalen und seitlichen Partie nicht ausgebildet, möchte ich die von den früheren Autoren, so auch von Meyer angewandte Bezeichnung beibehalten.

17. Nervus visceralis. Wie schon bei der Beschreibung des centralen Nervensystems hervorgehoben wurde, zieht sich das Visceralganglion an seinem hinteren unteren Ende, ähnlich wie bei *Eledonella* und *Opisthoteuthis*, in einen kräftigen, den Armnerven an Stärke keineswegs nachstehenden Nervenstamm aus, der bei *Stauroteuthis* sehr kurz, bei *Cirroteuthis umbellata* aber ungewöhnlich lang ist und einen rundlichen bis kurz elliptischen Querschnitt hat. Er entpuppt sich bei beiden Formen als gemeinsame Wurzel der Visceralnerven, der hinteren Trichternerven und der Nerven der Kopfvene. Die Visceralnerven sind die stärksten von allen. Sie zweigen sich bei *Stauroteuthis* mit den übrigen Nerven fast gleichzeitig von dem Wurzelstamm ab, und zwar so, daß sie zwischen sich die Nerven der Kopfvene einschieben, seitlich von ihnen aber die hinteren Trichternerven gelegen sind. Sämtliche Nerven ziehen nun parallel dicht nebeneinander in der Mediane an der Hinterwand der Statocystenkapsel hinab, etwa bis zu deren Mitte. Bei *Cirroteuthis umbellata* zweigen sie sich von dem gemeinsamen Nervenstamm erst ab, nachdem dieser die Mitte der hinteren Statocystenwand bereits erreicht hat, und zwar in der gleichen seitlichen Anordnung zu den Nn. infundibuli posteriores und dem N. venae cavae.

In den Grundzügen stimmen die Eingeweidenerven (Textfig. 26 *n. visc.*) mit denen der Octopoden überein, immerhin zeigen sie einige bemerkenswerte Eigenheiten, die eine eingehendere Darstellung dieses reichverzweigten Systems wohl rechtfertigen. Meiner Darstellung lege ich hauptsächlich die Befunde an *Stauroteuthis* zu Grunde, da ich bei der Präparation dieses Tieres meine Aufmerksamkeit nicht in dem hohen Maße wie bei *Cirroteuthis umbellata* auch auf die andern Organsysteme zu richten brauchte, und ich infolgedessen vollständiger berichten kann.

Während ihres bogenförmigen Verlaufes an der Hinterwand des Statocystenknorpels sind die Visceralnerven völlig unverzweigt. Erst nachdem sie die ventrale, an den Statocystenkapseln ansetzende Mus-

kelschicht der Leberkapsel durchbrochen und die mächtige Kopfvene erreicht haben, geben sie einige, wenn auch nur sehr feine Zweige an eben dieses Gefäß ab, dem sie sich eng anschließen. Sie biegen dann nach hinten um und begleiten die Vene, sich immer seitlich von ihr haltend, bis zu den vorderen Abteilungen der Nierensäcke. Allerdings wird dabei der eine der beiden Nerven, bei *Cirroteuthis umbel-*



Textfig. 26.

Visceralnerven von *Stauroteuthis* sp. Ventralansicht.

lata der rechte, bei *Stauroteuthis* der linke, durch den Enddarm von der Vene abgedrängt und gibt infolgedessen auch keine Zweige weiterhin an dieses Gefäß ab, während der andre noch ab und zu einige feine Fasern an dasselbe entsendet. Dabei werden die Nerven nur von den nach vorn in die Leberkapsel und in die dorsale Trichterwandung einstrahlenden Zügen des M. adductor pallii medianus überdeckt, an den sie etwa in der Höhe des Afters einen ansehnlichen, sich reich

verzweigenden Nerven abgeben (N. adductoris pallii mediani). Kurz vor dem Ursprung dieses Nerven zweigt sich ein andrer, nicht minder kräftiger Nerv ab, der in fast rein seitlichem Verlauf zu dem in der Bildung der ventralen Partie der muskulösen Leberkapsel fast völlig aufgegangenen M. depressor infundibuli zieht und sich in ihm aufzweigt. Dieser N. depressoris infundibuli kommt in gleicher Weise den Octopodiden als auch *Argonauta* zu.

An der Innervierung des Enddarmes beteiligen sich beide Visceralnerven außer durch einen belanglosen feinen Zweig des rechten Nerven durch je einen auffallend starken Ast, von denen der eine die Kopfvene dorsal kreuzt und dann, wie auch sein Partner, auf die Rückenseite des Enddarmes übertritt. Eigentümlicherweise vereinigen sich bei *Stauroteuthis* beide Nerven, nachdem sie zuvor schon einige feine Fasern an den Enddarm abgegeben haben, zwischen Enddarm und dem membranösen Teil des Diaphragmas, ein wenig ventral vom Ganglion gastricum, so daß eine recht ansehnliche Nervenbrücke zwischen den beiden Eingeweidenerven zustande kommt. Ich halte diese Vereinigung, da sie sich bei *Cirroteuthis umbellata* nicht findet, für rein zufällig. Jedenfalls aber ist sie schon ihrer Lage wegen kaum als vordere Visceraliscommissur anzusprechen, wie sie Chéron (1866, S. 25) für *Eledone* beschreibt. Eine derartige Commissur, welche der Commissura visceralis anterior der Oegopsiden homolog zu setzen wäre, ist überdies nach den Untersuchungen Pfefferkorns bei den Octopoden überhaupt nicht ausgebildet. Der aus der Vereinigung hervorgehende N. recti verstreicht in geschlängeltem Verlaufe auf der der Leber zugekehrten Seite des Enddarms, geht aber, und das hervorzuheben scheint mir von Wichtigkeit, trotz seiner Nachbarschaft zum Ganglion gastricum keinerlei Anastomose mit den bei *Stauroteuthis* reichlich von diesem Ganglion an das Rectum abgehenden Nerven ein. Eine Verbindung zwischen dem Magenganglion und den Eingeweidenerven, wie sie bei den Oegopsiden durch die Commissura viscero-gastrica gegeben ist, findet sich also nicht.

Beim Übertritt auf die Ventralseite der vorderen Harnsackabteilungen geben beide Eingeweidenerven seitwärts einen oder zwei kräftige Nerven an die von Cuvier als Diaphragma bezeichnete Muskelschicht ab. Ich bezeichne sie im Anschluß an Pfefferkorn als Nn. abdominales, indem ich dabei bemerke, daß die gleichnamigen, von Pfefferkorn zuerst aufgefundenen Nerven der Octopodiden etwas weiter vorn als bei *Cirroteuthis umbellata* und bei *Stauroteuthis* entspringen.

Wir sind nun mit unsrer Untersuchung an der Stelle angekommen, wo bei den Octopodiden der N. visceralis zu einem mehr oder minder deutlich ausgebildeten Ganglion anschwillt, dem Ganglion cardiacum (Ganglion fusiforme CHÉRON), das, wie schon sein Name sagt, in inniger Beziehung zur Innervierung des Herzens, ferner aber auch der Harnsäcke und des Geschlechtsapparates steht. Weder bei *Cirroteuthis umbellata* noch bei *Stauroteuthis* konnte ich makroskopisch irgendeine ganglionäre Anschwellung erkennen, und auch MEYER erwähnt dieses Ganglion nicht für *Opisthoteuthis*. Dagegen konnte ich bei beiden von mir untersuchten Formen an dieser Stelle von den Eingeweidenerven sowohl mehrere Äste an die Nierensäcke und an den Gonoduct, als auch je einen feinen Herznerven abgehen sehen. Eine beide Ganglia cardiaca verbindende Commissura visceralis, welche der hinteren Visceraliscommissur der Decapoden homolog zu setzen ist, konnte ich in kräftiger Ausbildung nur für *Stauroteuthis* feststellen. Bei *Cirroteuthis umbellata* konnte ich wegen der verwickelten Verhältnisse und der vielen feinen Blutgefäße zu keinem bestimmten Ergebnis gelangen. Die feinen Nerven an die Nierensäcke wechseln an Zahl und sind sehr unregelmäßig angeordnet. Ich bezeichne sie als Nn. sacc. ren. Die Herznerven (Nn. cordis) verstreichen an der Harnsackwandung, bis sie die Kiemenvenen erreichen, auf denen entlang sie dann zum Herzen ziehen. Die zum Teil recht kräftigen Nerven an den Geschlechtsapparat (Nn. gonoducales) zweigen sich ebenfalls erst von der Visceraliscommissur ab, die sich der Dorsalseite der beiden mächtigen Anhangsdrüsen des Penis dicht anlegt.

Nach Abgabe dieser zahlreichen Nerven ziehen die Nn. viscerales unter mannigfacher Schleifenbildung, dicht der ventralen Wandung der vorderen Abteilung des Nierensackes angeschmiegt, schräg nach hinten außen, werden dabei bauchwärts von dem bei *Stauroteuthis* lang trichterförmig ausgezogenen Teil des Nierensackes, der die Ureterpapille trägt, überkreuzt und erreichen schließlich die Nische zwischen Kiemenherz und Pericardialdrüse, wo ihnen das stecknadelkopfförmig gestaltete, bekannte Kiemenherzganglion (Ganglion cardiobranchiale) ansitzt. Dieses Ganglion gibt regelmäßig an das Kiemenherz einen, auch mehrere Nerven (N. cordis branchialis) und ferner feine Fasern an die Pericardialdrüse und den KROHNschen Wasserkanal ab. Bei *Stauroteuthis* fanden sich beiderseits außerdem einige feine Nerven an die Harnsäcke. Wie sich *Cirroteuthis umbellata* hierin verhält, kann ich weiter nicht angeben.

Vom Kiemenherzganglion wendet sich der Eingeweidenerv als

eigentlicher Kiemennerv (N. branchialis) etwas vor und über der Kiemenarterie wieder schräg nach vorn außen zur Kiemenmilz, schwillt an ihrer Basis zu einem kleinen Ganglion an, von dem aus er sich in zwei Äste gabelt. Diese Äste verlaufen innerhalb des die Kiemenmilz bergenden Muskelbandes und schwellen in regelmäßigen Abständen, entsprechend der Anordnung der Kiemenblättchen, zu kleinen Ganglien an (Ganglia branchialia), von denen aus die Nerven für die Kiemenblättchen und die Kiemenmilz abgehen. Untereinander sind die Ganglien bei beiden Formen durch feine, aber deutlich zu erkennende Commissuren verbunden (Commissurae branchiales). *Opisthoteuthis* verhält sich in der Gabelung des Kiemennerven in zwei ganglientragende Äste ganz entsprechend. MEYER erwähnt zwar die die einzelnen Ganglien verbindenden Commissuren nicht, jedoch glaube ich ihr Vorhandensein mit Recht annehmen zu können. Eine derartige Gabelung des Kiemennerven ist, wie auch PFEFFERKORN hervorhebt, sonst noch nirgends beobachtet worden. Sie ist also ein Charakteristikum der Cirroteuthiden.

18. Nervus infundibuli posterior. Die hinteren Trichternerven (Textfig. 26 u. Taf. IX, Fig. 6 *n.infund.post.*) sind die schwächsten der von dem gemeinsamen Visceralisstamm abzweigenden Nerven. Sie verlaufen ebenfalls an der Hinterwand der Statocystenkapsel schräg seitlich nach unten, durchbrechen die Leberkapsel und schwellen bei *Cirroteuthis umbellata*, kurz bevor sie die Trichterbasis erreichen, zu einem kleinen, spindelförmigen Ganglion an, das sich durch seine gelbe Farbe deutlich von dem weißen Nerven abhebt. Meines Wissens ist eine ganglionäre Anschwellung dieser Nerven noch nicht beschrieben. *Stauroteuthis* und *Opisthoteuthis* zeigen sie nicht. Nach kurzem, fast rein seitlichem Verlauf treten die Nerven an die seitlichen Teile der Trichterbasis heran, in der Nähe der Ansatzstelle des M. collaris, und fasern sich in der Muskulatur auf. Sie zeigen im wesentlichen volle Übereinstimmung mit den gleichnamigen Nerven von *Opisthoteuthis* und der übrigen Octopoden.

19. Nervus venae cavae. Nach der von mir bei der Schilderung des Blutgefäßsystems im Anschluß an GRIMPE angewandten Nomenclatur wären diese Nerven als Nn. venae cephalicae zu benennen, da sie die Innervierung der mächtigen Kopfvene übernehmen. Um aber im Einklang auch mit den neueren Nervenarbeiten bleiben zu können, möchte ich die in der Literatur eingebürgerte Bezeichnung N. venae cavae beibehalten. Das Nervenpaar entspringt mit gemeinsamer Wurzel als mittelster der aus dem Nervenstamm, in

den sich das Visceralganglion auszieht, hervorgehenden Nerven, läuft in der Mediane an der Hinterwand der Statocystenkapsel hinab, durchbricht die an letzterer ansetzende Leberkapsel, um nach hinten umzubiegen und nach nur kurzem Verlaufe an der Außenseite der Leberkapsel an die Vena cephalica heranzutreten. Dies geschieht kurz vor dem After. Auf der Kopfvene teilt sich der Nerv in mehrere Äste, die reichlich miteinander anastomosieren, so daß ein förmlicher Nervenplexus entsteht, der allerdings nur in geringer Ausdehnung zu verfolgen ist. Bei *Cirroteuthis umbellata* gibt der Nerv noch während seines Verlaufes an der Statocystenkapsel beiderseits einen schwachen Zweig ab, der erst etwas hinter dem Hauptnerv an die Kopfvene herantritt.

In dem unpaaren Ursprung dieses Nerven stimmt *Cirroteuthis umbellata* und *Stauroteuthis* mit *Opisthoteuthis* überein, ferner auch darin, daß der Nerv zwischen den beiden Visceralnerven und nicht zwischen dem Visceralnerven und dem hinteren Trichternerven entspringt, wie dies bei den Octopodiden der Fall ist.

Ein N. venae cavae anterior, den PFEFFERKORN für die Octopodiden und *Argonauta* beschreibt, ist bei *Cirroteuthis umbellata* und *Stauroteuthis* nicht ausgebildet.

e. Nerven des Ganglion buccale superius.

20. Nervi labiales. Die Lippennerven (Taf. IX, Fig. 5 u. 6 *n.lab.*) entspringen in asymmetrischer Anordnung vom Vorderrande des mit dem Cerebralganglion verschmolzenen oberen Schlundganglions. Wie auch aus den Untersuchungen PFEFFERKORNS hervorgeht, schwanken sie stark an Zahl. Bei *Cirroteuthis umbellata* habe ich 13, bei *Stauroteuthis* 11 zählen können. Nach REINHARDT und PROSCH besitzt *Cirroteuthis Mülleri* deren nur acht, MEYER gibt für *Opisthoteuthis* sogar nur sechs an. Es sind rundliche, verschieden stark ausgebildete Nerven. Sie ziehen, sich kaum verzweigend, über die Dorsalseite und die Flanken des Schlundkopfes nach vorn und sind während ihres ganzen Verlaufes in loses, durch reichliche Pigmenteinlagerung purpurn gefärbtes Bindegewebe eingebettet, das den Raum zwischen Schlundkopf und dem diesen ringförmig umfassenden membranösen Kanal der Armbasis erfüllt. Alle Nerven dringen mit ihren Endigungen in die den Kiefern unmittelbar aufliegenden Lippen ein, nur einige von ihnen geben Zweige an die Muskulatur des Pharynx ab.

f. Nerven der Ganglia buccalia inferiora.

21. Nervus mandibularis. Als kräftigster vom unteren Schlundganglion abgehender Nerv ist der N. mandibularis (Taf. VIII, Fig. 2, 3 *n.mand.*) zu nennen. Er zweigt sich mit breiter Basis ziemlich mitten auf der Unterseite des Ganglions ab, gerade nach vorn von der Einmündungsstelle der Commissura buccalis superior inferior. Er läuft ventral über die vordere Partie des Ganglions und über die hintere und untere Seite des Schlundkopfes hinweg, um dann seitlich des Ausführganges der hinteren Speicheldrüse in die Muskulatur des Unterkiefers einzudringen. Hier teilt er sich bei *Cirroteuthis umbellata* in zwei gleich starke Äste auf. Bei *Stauroteuthis* verteilt er sich schon während seines Verlaufes über die dem Schlundkopf hinten anliegenden Speicheldrüsen in zwei bis drei Äste. Sie verzweigen sich in der Unterkiefermuskulatur. Nur je einer dringt bei beiden Formen tiefer in den Schlundkopf ein, zieht innerhalb der der Unterkieferdrüse hinten anliegenden Muskulatur auf den Ausführgang der hinteren Speicheldrüsen zu und läuft diesem von nun an parallel in das vor der Zunge gelegene Subradularorgan. Hier schwillt er zu dem kleinen, einem Weizenkorn ähnlichen, Ganglion subradulare (Textfig. 13 *g.subrad.*) an. Dieses Ganglion liegt also in der Muskulatur des Subradularorgans, nur in geringer Entfernung von der vor ihm liegenden Unterkieferdrüse eingebettet. Kurz nach Verlassen des Ganglions teilt sich der Nerv in mehrere feine Zweige, die radiär auseinanderstrahlen und zur Oberfläche des Subradularorgans laufen, das somit infolge dieser zahlreichen Nervenendigungen zu einem offenbar sehr sensiblen Organ wird. Zweige an die Unterkieferdrüse konnte ich bei der Kleinheit des Objektes zwar nicht nachweisen, doch glaube ich, daß die Drüse von hier aus innerviert wird, da nach den Untersuchungen Pfefferkorns aus den Subradularganglien Äste in die Drüsensubstanz selbst eintreten.

Wie Pfefferkorn nachgewiesen hat, werden von den Mandibularnerven aus auch die hinteren Speicheldrüsen versorgt, indem während des Verlaufes der Nerven entlang dem Ausführungsgang dieser Drüsen Äste an diesen herantreten und auf ihn bis in die Drüsensubstanz zu verfolgen sind. Ich halte eine Innervierung der hinteren Speicheldrüse von den Mandibularnerven aus bei *Cirroteuthis umbellata* auch für wahrscheinlich, konnte jedoch ebenfalls wegen der Kleinheit des Objektes zu keinem bestimmten Ergebnis gelangen.

Schließlich möchte ich noch einige Worte über den Ursprung

des Mandibularnerven sagen. PFEFFERKORN fand diesen Nerv von *Octopus* und *Eledone* regelmäßig als vom oberen Schlundganglion gemeinsam mit der Commissura buccalis superior inferior abgehend, von der er sich bald trennt, um als selbständiger Nerv frei am unteren Schlundganglion vorüberzuziehen. Mit dem unteren Schlundganglion steht er nur durch den Ramus communicans in Verbindung. Der Nerv enthält also nach Empfang dieses Verbindungszweiges Fasern aus dem oberen, wie aus dem unteren Schlundganglion. Bei *Cirroteuthis umbellata* konnte ich nun leicht nachweisen, daß die Fasern der Commissur nur zum Teil in das Ganglion einstrahlen, zum andern Teil aber unter der das Ganglion umhüllenden Nervenscheide verstreichen und unmittelbar in den Mandibularnerven übertreten. Sie ließen sich mit der Nadel künstlich vom Ganglion abheben, so daß sie an dem einen Ende nur noch mit der Commissur, am andern mit dem Nerven zusammenhingen.

Mithin empfängt auch bei *Cirroteuthis umbellata* der Mandibularnerv eine Wurzel aus dem oberen Schlundganglion, nur ist dieselbe während ihres ganzen Verlaufes mit der Commissura buccalis superior inferior verschmolzen. So erklärt sich auch das merkwürdige Verhalten der Arteria buccalis von *Stauroteuthis*, welche scheinbar die ebengenannte Commissur durchbohrt, in Wirklichkeit aber nur zwischen der Commissur und der aus dem oberen Schlundganglion kommenden Wurzel des Mandibularnerven quer hindurchzieht und so deren völlige Verschmelzung verhindert (Taf. VIII, Fig. 2).

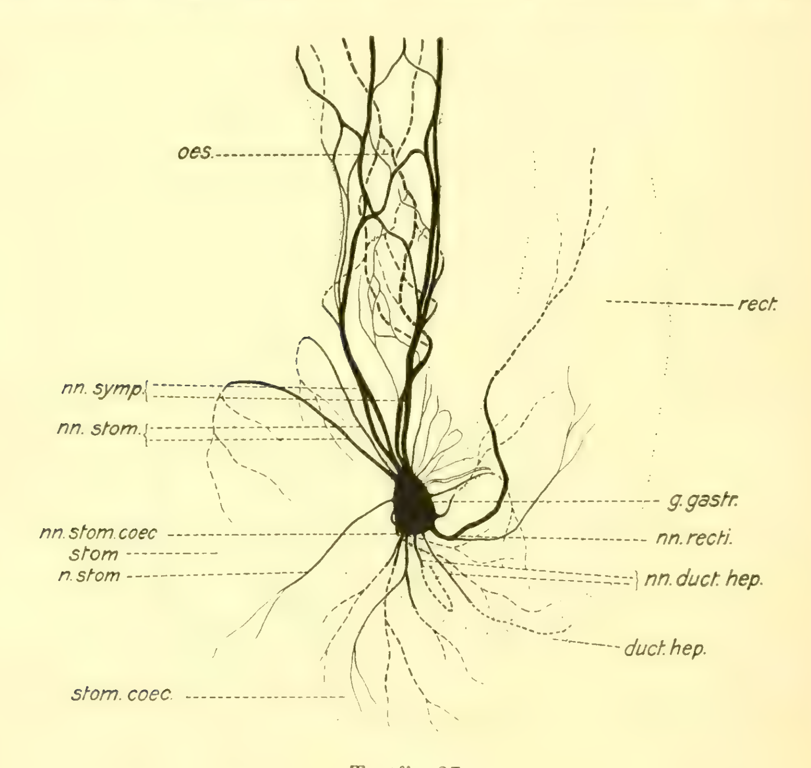
Bei *Opisthoteuthis* zweigt der N. mandibularis, als welcher offenbar der in Textfig. 21 mit *n. l.* bezeichnete Nerv anzusprechen ist, sich ebenfalls erst vom unteren Schlundganglion ab. Es ist dies überhaupt das normale Verhalten, von dem nur *Octopus* und *Eledone* eine Ausnahme machen.

22. Nervus maxillaris. Der kurze, aber kräftige Oberkiefernerv (Taf. VIII, Fig. 2 u. 3 *n.max.*) entspringt vom seitlichen vorderen Rande des unteren Schlundganglions. Er läuft auf der Seitenfläche des Schlundkopfes schräg nach vorn oben und teilt sich bald in mehrere Äste auf, die alle in die Kiefermuskulatur eindringen.

Schließlich sind noch einige vom Vorderrande jedes unteren Schlundganglions abgehende Nerven zu nennen, die ich als Nervi pharyngei (Taf. VIII, Fig. 3 *n.phar.*) zusammenfassen will. Sie senken sich bald in den Schlundkopf ein. Ich habe sie aber nicht weiter verfolgt.

23. Nervi sympathici mit Ganglion gastricum. Die beiden

sympathischen Nerven (Textfig. 27 u. Taf. VIII, Fig. 3 *n.symp.*) entspringen an der Innenseite der paarigen Unterschlundganglien. Sie schmiegen sich sogleich nach ihrem Ursprung der Ventralfläche des Oesophagus an, auf dem sie, in dem prächtig purpurn pigmentierten Bindegewebe versteckt, das in dicker Lage die Speiseröhre und die Magen umhüllt, hinab zum Magenganglion verlaufen. Beide Nerven sind durch ihre Neigung zur Plexusbildung ausgezeichnet, die sich



Textfig. 27.

Magenganglion (Ganglion gastricum) von *Cirroteuthis umbellata* mit ausstrahlenden Nerven.

schon während ihres Verlaufes durch den ganglionären Schlundring in gelegentlichen Schleifenbildungen kundtut, zu schönster Entfaltung aber erst auf dem hinter dem Kropf gelegenen Teil des Oesophagus gelangt, indem sich hier die Nerven reichlich in Stämme aufteilen und durch häufige Anastomosen ein enges Nervengeflecht liefern (Textfig. 27). Gegen die Magen zu vereinigt sich dieser Nervenplexus wieder zu zwei kräftigen Stämmen, die von vorn an das Magenganglion herantreten.

Das Ganglion gastricum liegt den Magen an ihrer der Leber zugekehrten Seite an und ist in die vom Hauptmagen, Mitteldarm und Nebenmagen gebildete dreieckige Nische eingeklemmt. Es ist flach gedrückt und zeigt einen eiförmigen Umriß. Von ihm strahlen im ganzen Umkreis wie auch von der den Magen zugewendeten Fläche Nerven aus, die Magen und Enddarm innervieren. Zunächst sei dreier kräftiger Nerven Erwähnung getan, die als Nn. stomachi über den Muskelmagen an seiner der Leber zugewendeten Seite hinweggreifen und mit ihren Verzweigungen zum Teil seine gegenüberliegende Fläche erreichen. Der Drüsenmagen wird ebenfalls von drei Nerven, den Nn. stomachi coeci innerviert, von denen sich einer auf seiner Vorder- und Ventralseite aufteilt, die beiden andern aber zwischen Muskel- und Drüsenmagen hindurch zu seiner Dorsal- und Hinterfläche verstreichen. An das Rectum gehen bei *Cirroteuthis umbellata* zwei, bei *Stauroteuthis* drei Nerven ab (Nn. recti), von denen ich den stärkeren bis zum After verfolgen konnte. In der hinteren Kante des Magenganglions wurzeln die beiden ansehnlichen Nerven der den Mitteldarm umfassenden Lebergänge, die Nn. ductus hepatis. Nach ihrem Ursprung aus dem Ganglion laufen sie über den Drüsenmagen hinweg zu der gemeinsamen Ausmündungsstelle dieser Gänge, auf die sie dann übertreten und in deren Wandung zur Leber ziehen.

Schließlich sind noch einige feine, unregelmäßig angeordnete Nerven zu erwähnen, die in der Hauptsache den Mitteldarm innervieren.

Die Nn. sympathici und das Ganglion gastricum zeigen also die gleiche Ausbildung wie bei den andern Octopoden. So wird bei *Eledone* und *Octopus* für die sympathischen Nerven ebenfalls eine Plexusbildung am Oesophagus beschrieben, ebenso von Meyer für *Opisthoteuthis*. Sein Ganglion splanchnicum ist unserm Ganglion gastricum homolog.

Die Sinnesorgane.

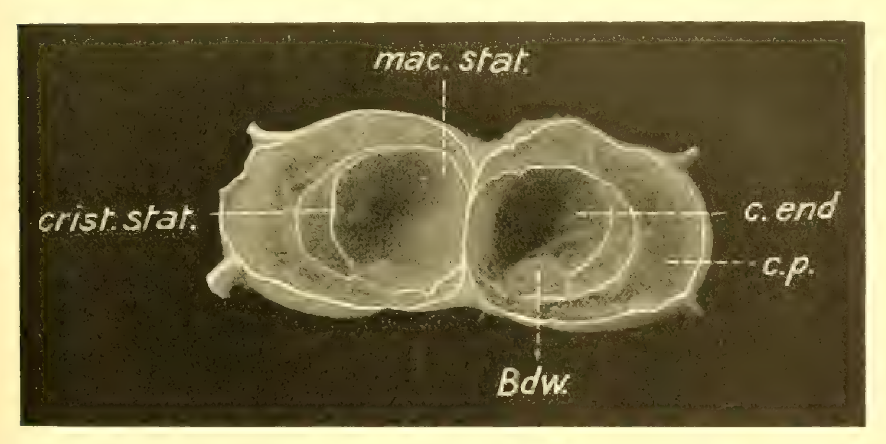
Cirroteuthis umbellata wie *Stauroteuthis* zeigen jene auffallende, für viele Tiefseeorganismen so charakteristische riesenhafte Vergrößerung der Sinnesorgane. Namentlich haben die Augen, in dem Bestreben, möglichst alle, wenn auch noch so geringen Spuren von Licht aufzufangen und für eine Wahrnehmung nutzbar zu machen, geradezu enorme Dimensionen angenommen. Sie machen beide zusammen fast ein Drittel des Körpers aus. Ebenso sind die statischen Organe beinahe monströs entwickelt. Sie übertreffen die Gleichgewichtsorgane von Oberflächenformen um das Drei- bis Vierfache.

Die Geruchsorgane. Die Geruchsorgane, denen als Organen eines chemischen Sinnes, analog den Osphradien der übrigen Mollusken, die Prüfung des Atemwassers obliegt, zeigen bei *Cirroteuthis umbellata* und noch mehr bei *Stauroteuthis* eine verstecktere Lage als bei den Octopoden. Sie liegen völlig innerhalb der Atemhöhle zu beiden Seiten der Trichterbasis, kurz vor den Kiemen, und sind von außen nur bei gewaltsamer Erweiterung der Mantelöffnung sichtbar. Schon JOUBIN hat sie bei *Cirroteuthis umbellata* gesehen, wenn ihm auch ihre Bedeutung unbekannt blieb. Er schreibt: »Des deux-côtes du siphon, sur le bord palléal, sont deux petits tubercules jaunâtres dont je ne connais d'analogue chez aucun autre céphalopode«. Auch bei den von mir untersuchten Exemplaren zeigten sie eine gelbliche Färbung und hoben sich durch ihre geringere Durchsichtigkeit von der umgebenden Haut als sanfte Erhebungen von etwa ovalem Umriß deutlich ab. Sie sind also, im Gegensatz zu *Octopus* und *Eledone*, bei denen sie taschenförmig gestaltet, eher nach dem papillenförmigen Typus gebaut. Ihr Epithel setzt sich aus Sinneszellen, die in neuerer Zeit WATKINSON bei zahlreichen Dibranchiaten eingehend untersucht hat, und dazwischen eingestreuten Wimperzellen zusammen. Unter dem Sinnesepithel zeigt der N. olfactorius eine leichte Verdickung.

Die statischen Organe. Die beiden statischen Organe von *Cirroteuthis* und *Stauroteuthis* fallen sowohl durch ihre riesenhafte Größe als auch durch Eigenheiten in ihrem Bau gegenüber denen der Octopoden auf. Als äußerst zarte und gegen Druck ungemein empfindliche Gebilde sind sie von mächtigen Knorpelkapseln von kugel- bis eiförmiger Gestalt umschlossen, die mit ihrem breiteren, also flacher gewölbten Pole in der Mediane zusammenstoßen, so daß ihre Lumina nur durch eine dünne Knorpelwand voneinander geschieden sind. Die Länge der Kapsel beträgt bei *Stauroteuthis* 15 mm, die Breite beider zusammen 30 mm. Bei *Cirroteuthis umbellata* sind die Größenverhältnisse ganz entsprechend: Länge 1 cm, Breite beider zusammen 2—3 mm. Sie nehmen also einen beträchtlichen Teil des Kopfes ein.

In voller Übereinstimmung mit den Octopoden ist die Statocyste nur lose in ihrer Knorpelkapsel aufgehängt, da sie nur an der Stelle des Nerveneintrittes mit ihr fest verwachsen ist, sonst aber durch den perilymphatischen Raum (Textfig. 28 u. Taf. IX, Fig. 6 *p*.) von ihr getrennt ist und nur durch zarte Bindegewebsstränge, die zwischen der Knorpelwand und der Statocystenblase ausgespannt sind, in ihrer

Lage gehalten wird. Ihre dünne, bindegewebige Wand ist innen mit einem niedrigen Epithel ausgekleidet und umschließt den sog. endolymphatischen Raum (*c. end.*). Öffnet man die Blase, so fallen bei *Cirroteuthis umbellata* schon bei Betrachtung mit bloßem Auge zahlreiche vorspringende Zapfen (*Za*) auf, die bisher als ein scharfes Erkennungsmerkmal für die Statocyste der Decapoden galten, gegenüber dem bindegewebigen Wulste der Octopoden. Jede Statocyste besitzt in gleicher Anordnung und Ausbildung sechs solcher Zapfen, deren Lage zum größten Teile aus Taf. IX, Fig. 6 zu ersehen ist. Zwei davon, die sich auf gemeinsamer Basis (*Bd.w.*) erheben, stehen insofern in naher Beziehung zur Crista, als diese dicht hinter ihnen beginnen und ihr Nerv zwischen ihnen hindurchzieht. Sonst aber



Textfig. 28.
Statocysten von *Stauroteuthis* sp.

läßt sich zwischen Crista und Zapfen keinerlei Beziehung, wie sie ja bei den Decapoden ausgeprägt ist, erkennen. Die Ausbildung der Zapfen bei *Cirroteuthis umbellata* ist um so merkwürdiger, als diese bei *Stauroteuthis* völlig fehlen. Hier findet sich nur, in Übereinstimmung mit den Octopoden, ein bindegewebiger Wulst, der seiner Lage nach genau den beiden, auf gemeinsamer Basis sich erhebenden Zapfen an dem einen Ende der Crista von *Cirroteuthis umbellata* entspricht.

Die epitheliale Auskleidung der Statocyste erhebt sich an bestimmten Stellen zu den reizpercipierenden Organen, der Macula statica und der Crista statica. Die Macula statica (Textfig. 28 u. Taf. IX, Fig. 6 *mac.stat.*) nimmt die gewöhnliche Lage in der Wölbung der vorderen zur unteren und medianen Statocystenwand ein. Sie hat

nierenförmige Umrisse und hebt sich durch ihre weißgelbliche Färbung deutlich ab. Ihr liegt der Statolith auf, der von ihr gebildet wird und infolgedessen ihren Umriß wiederholt. Unter ihr ist die Bindegewebswand, in der auch der N. maculae staticae verstreicht, etwas verdickt. Der Nerv ist bis in die Mitte der Macula zu verfolgen, dann erst strahlen seine Fasern radiär aus. — Die Crista statica (Textfig. 28 u. Taf. IX, Fig. 6 *crist.stat.*) springt leistenartig ins Innere vor und zieht in hufeisenförmiger Krümmung von der hinteren Wand der Statocyste über die seitliche und vordere Wand hinweg, wo sie in der Nähe der Macula endet. Über ihre, besondere Eigenheiten aufweisende Innervierung habe ich in dem Kapitel über das Nervensystem berichtet. — Dicht über der Crista mündet an der vorderen, bei *Stauroteuthis* an der seitlichen Wand der Statocyste auf einer kleinen Erhebung der von Kölliker an Loligoembryonen entdeckte und nach ihm benannte Flimmergang (Textfig. 28 u. Taf. IX, Fig. 6 *Köll.g.*) ein. Er zeigt eine leichte S-förmige Krümmung. In seinem vorderen Teile ist er weit und, wie auch die wallartig seine Mündung umgrenzende Erhebung, von hohen, mit ungewöhnlich langen Wimpern ausgestatteten Cylinderzellen aufgebaut. In seinem hinteren engeren Teil, der sich in spitzem Winkel unter die Crista einschiebt und dort blind endigt, nehmen die Zellen Würfelform an und verlieren die Wimpern.

Die Augen. Die beiden riesigen Augen liegen in den knorpligen, becherförmig den Statocystenkapseln seitlich ansitzenden Augenkapseln. Sie sind also, wie schon mehrfach erwähnt, weit auseinander gerückt. Die Höhlung der Orbita öffnet sich gegen die Kopfhöhle durch ein weites Foramen, durch das, wie wir gesehen haben, sämtliche Blutgefäße und Nerven des Auges hindurchtreten. In dieser sind das Gehirn und die beiden Augenganglien gelegen. Eine Membran, welche wie bei *Opisthoteuthis* die Kopfhöhle von der Augenhöhle trennt, konnte ich nicht auffinden. Bei dem von mir untersuchten Exemplar von *Cirroteuthis umbellata* zeigten die Augen eine beinahe kugelige Gestalt. Bei *Stauroteuthis* waren sie etwas flacher gewölbt. Hier betrug ihr größter Durchmesser 30 mm, der der Linse 10 mm.

In ihrem anatomischen Aufbau stimmen die Augen beider untersuchten Formen weitgehend mit den von Meyer beschriebenen von *Opisthoteuthis* überein. Hervorgehoben werden soll nur die schwache Entwicklung der Bewegungsmuskulatur, die eine Sonderung in einzelne Muskeln nicht zuläßt.

Zusammenfassung.

Bei der Beschreibung der einzelnen Organe haben sich als wichtigste Resultate ergeben:

Die Cirroteuthiden stellen als Formen mit einteiliger, innerer Schale, mit flügelartigen Flossen und zweireihig angeordneten Cirren eine scharf umschriebene Gruppe dar.

Bei ihnen geht mit der gallertigen Ummodelung der Mantel- und Armmuskulatur ein Schwund des Kopfknorpels Hand in Hand.

Die hinteren Speicheldrüsen können fehlen. *Cirroteuthis umbellata* besitzt intrabulbär gelegene Buccaldrüsen.

Die Radula wird erst innerhalb der Familie der Cirroteuthiden rückgebildet. Die Abgliederung der Cirroteuthiden als »*Lioglossae*« von den Octopoden dürfte deshalb unzweckmäßig sein. Dafür wird die von Reinhardt und Prosch gegebene Einteilung der Octopoden in *Pteroti* und *Apteri* erneut in Vorschlag gebracht. Diese würde sich mit den Unterordnungen »*Trachyglossae*« und »*Lioglossae*« decken.

Die Visceropericardialhöhle erfährt erst innerhalb der Familie der Cirroteuthiden eine über die Verhältnisse bei den übrigen Octopoden hinausgehende Rückbildung.

Der männliche Geschlechtsapparat der Cirroteuthiden ist nicht prinzipiell von dem der andern Octopoden verschieden, sondern läßt sich auf diesen zurückführen.

Das Gefäßsystem ist bis auf die Circulation innerhalb der Speicheldrüsen und der »weißen Körper« geschlossen. Es wurden zwei Armvenenringe nachgewiesen. *Cirroteuthis umbellata* besitzt wie *Opisthoteuthis* keine selbständige Genitalaorta. Hierzu gesellt sich bei *Cirroteuthis umbellata* eine rechtsseitige Lage der Vena cephalica.

Die ganglionären Centren zeigen die für die Octopoden typischen Verhältnisse, aber eine beinahe größtmögliche Konzentration. Nur die beiden unteren Schlundganglien sind durch eine deutliche Commissur getrennt.

Das periphere Nervensystem stimmt weitgehend mit dem der Octopoden überein. Insbesondere wurde die von Brock vorgeschlagene Aufstellung eines dritten Typus der Armnervencommissur als unberechtigt zurückgewiesen.

Die Sinnesorgane weisen die für viele Tiefseeorganismen charakteristische enorme Vergrößerung auf. Die Statocysten von *Cirroteuthis umbellata* erinnern durch Ausbildung der bindegewebigen Zapfen lebhaft an die statischen Organe der Decapoden.

Leipzig, im Juni 1914.

Literaturverzeichnis.

1894. Appellöf, Die Schalen von Sepia, Spirula und Nautilus. Svenska Akad. Handl. Bd. XXV. Nr. 7.

1898. — Über das Vorkommen innerer Schalen bei den achtarmigen Cephalopoden. Bergens Museum Aarborg. XII. Bergen.

1909. Bauer, Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. Mitt. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIX.

1911. Berry, Notices, of some New Pacific Cephalopods. In: Proceedings of the United States national Museum. Bd. XL. S. 589.

1879. Brock, Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Erster Beitrag. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII. Leipzig.

1880. — Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morph. Jahrb. Bd. VI.

1882. — Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI. Leipzig.

1866. J. Chéron, Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux. Ann. scienc. nat. Zool. 5me sér. tome V. Paris.

1902. C. Chun, Über die Natur und die Entwicklung der Chromatophoren bei den Cephalopoden. Verh. d. D. Zool. Gesellsch.

1903. — Über Leuchtorgane und Augen von Tiefseecephalopoden. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.

1903. — Aus den Tiefen des Weltenmeeres. Jena.

1910. — Spirula australis Lam. Abhandl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften, math.-phys. Klasse. Bd. LXII. Leipzig.

1910. — Die Cephalopoden. 1. Teil. Oegopsida. Wiss. Ergebn. d. Deutsch. Tiefsee-Exped.

1911. — Cirrothauma Murrayi, ein blinder Cephalopod. Dekanatsbericht der Phil. Fakultät Univ. Leipzig. Jahrg. 1910/11.

1912. — Cephalopoda. In: Report of the Scientific Results of the »Michael Sars« North Atlant. Deep Sea Exped. 1910. Vol. III, Part I.

1914. — Die Cephalopoden. III. Teil: Octopoda. Wiss. Ergebn. d. Deutsch. Tiefsee-Exped. Im Erscheinen begriffen.

1891. Cuénot, Études sur le sang et les glandes lymphatiques. Arch. de Zool. exp. T. IX. Paris.

1817. Cuvier, Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. a. Mémoires sur le poulpe. Paris.

1878. J. DIETL, Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Tiere. I. Abt. Sitzungsber. d. K. Wien. Akad. d. Wissensch. I. Abt. 1878. Aprilheft.

1836. ESCHRICHT, Cirroteuthis Mülleri, eine neue Gattung der Cephalopoden bildend. Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur. Vol. XVIII. P. II.

1893. FAUSSEK, Über den sogenannten »weißen Körper«, sowie über die embryonale Entwicklung desselben, der Cerebralganglien und des Knorpels bei Cephalopoden. Mém. de l'Acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg. VII. sér. T. XLI. Nr. 9. Petersburg und Leipzig.

1901. — Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. XIV.

1906. H. FISCHER, Céphalopodes. In: Expéd. scient. du »Travailleur« et du »Talisman« pendant les années 1880—1883.

1883. P. FISCHER, Note préliminaire sur une nouvelle espèce du genre Cirroteuthis. Journal de Conchiologie. III. série. Vol. XXXIII. p. 402 bis 404. Paris.

1913. GRIMPE, Das Blutgefäßsystem der dibranchiaten Cephalopoden. Teil I. Octopoda. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIV. Heft 4. Leipzig.

1884. GROBBEN, Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arb. aus dem Zool. Inst. der Universität Wien. T. V. 2.

1886. — Zur Kenntnis der Morphologie und der Verwandtschaftsverhältnisse der Cephalopoden. Arb. aus dem Zool. Inst. Wien und Triest. Bd. VII. Heft 1.

1888. — Die Pericardialdrüsen der Lamellibranchiaten. Arb. aus dem Zool. Inst. Wien und Triest. T. VII. Heft 3.

1908. GUÉRIN, Contributions à l'étude des systèmes cutané, musculaire et nerveux de l'appareil tentaculaire des Céphalopodes. Arch. de Zool. Exp. et Gén. 4me sér., tome 8.

1903. HAMLYN-HARRIS, Die Statocysten der Cephalopoden. Zool. Jahrb., Abt. f. Anatomie u. Ontogenie. Bd. XVIII. Jena.

1904. HEINRICH, Über den Schlundkopf einiger dibranchiaten Cephalopoden. Zeitschr. f. Naturgesch. Bd. LXXVII. Halle.

1865. HENSEN, Über das Auge einiger Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XV. Leipzig.

1900. HESCHELER, Mollusca. 1. Lieferung von Langs Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen. 2. Aufl. Jena.

1905. HESS, Beiträge zur Physiologie und Anatomie des Cephalopodenauges. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. XIV. Bonn.

1886. W. HOYLE, Report on the Cephalopoda. In: Challenger Rep. Vol. XVI. I.

1904. — Stauroteuthis hippocrepium Hoyle. Reports Cephalopoda Albatross, Bull. Mus. Comp. Zool. Cambr. 1904. Vol. XLIII.

1877. v. JHERING, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig.

1885. L. JOUBIN, Structure et développement de la branchie de quelques céphalopodes des côtes de France. Arch. de Zool. Exp. et Gén. 2me sér. T. III. Paris.

1887. L. Joubin, Sur les glandes salivaires des céphalopodes. Arch. de Zool. Exp. et Gén. 2me sér. Vol V. Suppl. Paris.

1900. — Céphalopodes provenant des campagnes de la »Princesse Alice« 1891 bis 1897. In: Résultats des campagnes scientifiques du Prince de Monaco. Fascicule XVII.

1868. Keferstein, Die Mollusken. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs.

1844. Kölliker, Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich.

1889. Kowalevsky, Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorgane. Biologisches Zentralblatt. Bd. IX.

1839. Krohn, Über das wasserführende System einiger Cephalopoden. In: Müllers Archiv.

1842. — Nachträgliche Beobachtungen über das Auge der Cephalopoden. In: Nova Acta Acad. Leop.-Carol. Bd. XIX. 2. Abt. Breslau.

1850. Langer, Über einen Binnenmuskel des Cephalopodenauges. Sitzungsber. d. math.-naturw. Klasse d. Kais. Akad. d. Wiss. zu Wien.

1882. Lütken, Dyreriget. Kjøbenhavn.

1906. Marchand, Beitrag zur vergleichenden Anatomie des männlichen Geschlechtsapparates der Cephalopoden. Zool. Anzeiger. Bd. XXIX. Nr. 25/26. Leipzig.

1907. — Studien über Cephalopoden. I. Der männliche Leitungsapparat der Dibranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVI. Heft 3. Leipzig.

1912. — Studien über Cephalopoden. II. Über die Spermatophoren. In: Zoologica. Heft 67. (Bd. XXVI.)

1907. A. L. Massy, The Cephalopoda Dibranchiata of the Coast of Ireland. Fisheries Ireland scient. Invest.

1906. W. Th. Meyer, Über den männlichen Geschlechtsapparat von Opisthoteuthis depressa. Zool. Anz. Bd. XXIX. Nr. 25/26.

1906. — Die Anatomie von Opisthoteuthis depressa (Ijima und Ikeda). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXV. Heft 2. Leipzig.

1913. — Tintenfische, mit besonderer Berücksichtigung von Sepia und Octopus. In: Monographie einheimischer Tiere. Bd. VI. Leipzig.

1845. Milne-Edwards, Observations et expériences sur la circulation chez les Mollusques. Annales des sciences naturelles. III. sér.

— Voyage en Sicile. 3me article: De l'appareil circulatoire du Poulpe. Ibidem.

1858. — Circulation du sang chez les Mollusques cephalopodes. In: Leçons sur la physiologie et l'anatomie de l'homme et des animaux. T. III. Paris.

1909. A. Naef, Die Organogenese des Cölomsystems und der zentralen Blutgefäße von Loligo. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XLV. N. F. Bd. XXXVIII.

1910. — Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Blutgefäßsystems der Cephalopoden. Zool. Anz. Bd. XXXVI. Leipzig.

1912. — Die Familien der Octopoden. In: Zoologischer Anzeiger. Bd. XL. Nr. 6/7.

1912. — Cephalopoda. In: Handwörterb. der Naturwissenschaften. Bd. II. Jena.

1913. A. NAEF, Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. 2. Das Cölomsystem in seinen topographischen Beziehungen. In: Ergebn. u. Fortschr. Zool. Bd. III. Jena.

1885. J. NIEMEC, Recherches morphologiques sur les ventouses dans le règne animal. Recueil z. Suisse. T. II.

1846. REINHARDT und PROSCH, Om Sciadophorus Mülleri. En Undersögelse of Reinhardt og Prosch. Kgl. danske vidensk. Selske. naturvid. og math. Afhandl. XII. Decl. Kjøbenhavn.

1913. RICHTER, Das Nervensystem der Oegopsiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI. Heft 3. Leipzig.

1904. SCHAEFER, Über die Atmungsorgane der tetra- und dibranchiaten Cephalopoden. Inaugural-Diss. aus d. Zool. Institut zu Leipzig. Breslau.

1878. SCHOEBL, Über die Blutgefäße des Auges der Cephalopoden Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. Bonn.

1904. C. THESING, Beiträge zur Spermatogenese der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. LXXVI.

1913. TIPPMAR, Histologische und vergleichend anatomische Untersuchungen an Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVII. Heft 3. Leipzig.

1879. VERRILL, Brief Contributions to Zoology from the Museum of Yale College. In: Amer. Journ. Sci. (3). Vol. XVIII. p. 468—470.

1881. — The Cephalopods of the North-Eastern Coast of America, part II. In: Trans. Connect. Acad. Vol. V.

1883. — Supplementary Report on the »Blake« Cephalopods. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. XI. p. 105—115.

1885. — Mollusca of the New England Coast. Trans. Connect. Acad. Vol. V and VI.

1880. VIGELIUS, Über das Excretionssystem der Cephalopoden. Niederl. Arch. f. Zoologie. Bd. V. Haag.

1881. — Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das sogenannte Pankreas der Cephalopoden. Naturk. Verhdl. der Koninkl. Akademie. Holland. Deel. XXII.

1908. GR. B. WATKINSON, Untersuchungen über die sogenannten »Geruchsorgane« der Cephalopoden. Inaug.-Diss. d. Univ. Zürich. G. Fischer, Jena.

1910. WÜLKER, Über japanische Cephalopoden. München.

1898. ZIEGLER, Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verhdl. d. deutsch. zoolog. Gesellsch. Bd. VIII.

Verzeichnis der Abbildungen im Text mit Zeichenerklärung.

Textfig. 1 (S. 366). Dorsalansicht von *Cirroteuthis umbellata.* Photographie.

Textfig. 2 (S. 368). Ventralansicht von *Stauroteuthis* sp. Photographie.

Textfig. 3 (S. 370). Pallialkomplex von *Cirroteuthis umbellata. infund.*, Trichter; *G. olf.*, Geruchsorgan; *an.*, After; *m. coll.*, Musc. collaris; *dors. Mantelh.*, dorsale Mantelhöhle; *branch.*, Kieme; *pen.*, Penis; *gl. acc. pen.*, accessorische

Drüsen des Penis; *c. branch.*, Kiemenherz; *v. branch.*, Kiemenvene; *uret.*, Nierenmündung; *ren.*, Nierensäcke; *m. add. pall. med.*, Musc. adductor pallii medianus.

Textfig. 4 (S. 371). Pallialkomplex von *Stauroteuthis* sp. Bezeichnungen wie in Textfig. 3.

Textfig. 5 (S. 373). Präparat von *Stauroteuthis* sp., dorsal. Photographie. *M. nuch.*, Musc. nuchalis; *Kpfd.*, Kopfdecke; *n. pall.*, Nerv. pallialis; *oes.*, Oesophagus; *art. ceph.*, Arteria cephalica; *hep.*, Hepatopancreas; *art. hep. gast.*, Arteria hepato-gastrica; *stom.*, Magen; *c.*, Blindmagen.

Textfig. 6 (S. 375). Statocystenkapsel mit abgeschnittenen Orbitalknorpeln von *Stauroteuthis* sp. Dorsalansicht. Photographie.

Textfig. 7 (S. 375). Flossenstütze von *Cirroteuthis umbellata*.

Textfig. 8 (S. 376). Flossenstütze von *Stauroteuthis* sp. Photogr.

Textfig. 9 (S. 382). Flossenmuskulatur von *Cirroteuthis umbellata*. *Flst.* Flossenstütze; *m.obl*, Musc. obliquus; *m.long.sup.*, Musc. longitudinalis superior; *N. pinn.*, Nervus pinnalis (internus); *Mbd.*, Muskelbündel.

Textfig. 10 (S. 383). Armquerschnitt von *Cirroteuthis umbellata*. Schematisiert. *m. l. ext.*, Musc. longitudinalis externus; *v.brach.superfic.*, Vena brachialis superficialis; *m.l.lat.int.*, Musc. longitudinalis lateralis internus; *m.l.lat.ext.*, Musc. longitudinalis lateralis externus; *m.obl.ext.*, Musc. obliquus externus; *m.obl.int.*, Musc. obliquus internus; *v.brach.prof.*, Vena brachialis profunda; *m.l.int.*, Musc. longitudinalis internus; *m.ac.brach.*, Saugnapfmuskeln; *ac.*, Saugnapf; *n.ac.*, Saugnapfnerv; *n.brach.*, Armnerv; *v.ac.*, Saugnapfvene; *intram. Gangl.*, intramuskuläres Ganglion; *ar.brach.*, Armarterie.

Textfig. 11 (S. 388). Darmtractus von *Cirroteuthis umbellata*. *phar.*, Schlundkopf; *oes.*, Oesophagus; *ingl.*, Kropf; *hep.*, Leber; *stom.*, Kaumagen; *stom.coec.*, Blindmagen; *duct.hep.*, Gallengang; *stom.3*, Dritter Magen; *rect.*, Enddarm; *an.*, After.

Textfig. 12 (S. 389). Präparat des Schlundkopfes von *Cirroteuthis umbellata*. Linke Seite. *K.*, Kiefer; *Kw.*, Kieferwülste; *oes.*, Oesophagus; *Z.*, Zunge; *Zt.*, Zungentasche; *Subradorg.*, Subradularorgan; *gl.subm.*, Glandula submaxillaris; *gl.sal.ant.*, Glandula salivalis anterior (Buccaldrüse); *art.bucc.*, Buccalarterie.

Textfig. 13 (S. 392). Schlundkopf von *Cirroteuthis umbellata*. Bis zur Medianebene aufpräpariert. Bezeichnungen teilweise wie in Textfig. 12. Ferner: *lab.*, Lippe; *g.subrad.*, Ganglia subradularia; *n.mand.*, Nervus mandibularis; *c.g.bucc.inf.*, Kommissur der Unterschlundganglien; *duct.gl.sal.post.*, Ausführgang der hinteren Speicheldrüse.

Textfig. 14 (S. 396). Kieme von *Cirroteuthis umbellata*. *Elm.II.*, Elemente 2. Ordnung; *Schnfl.*, angeschnittene Elemente 2. Ordnung; *l.Kbl.*, linkes Kiemenblatt; *n.branch.*, Nervi branchiales; *Km.*, Kiemenmilz; *v.branch.*, Kiemenvene; *r.Kbl.*, rechtes Kiemenblatt; *vas.eff.I.*, Vasa efferentia 1. Ordnung; *art.branch.*, Kiemenarterie; *vas.aff.I.*, Vasa afferentia 1. Ordnung; *vas.aff.II.*, Vasa afferentia 2. Ordnung.

Textfig. 15 (S. 398). Rechtsseitiger »Weißer Körper« von *Cirroteuthis umbellata*.

Textfig. 16 (S. 401). Nierensäcke von *Cirroteuthis umbellata*. *ren.*, Nierensäcke; *uret.*, Nierenmündung; *c.branch.*, Kiemenherz; *v.mes.*, Vena mesenterica; *Pdr.*, Pericardialdrüse (Kiemenherzanhang); *v.cav.*, Vena cava; *Venenanh.*, Nieren (Venenanhänge); *test.*, Hoden; *Nsp.*, Nierenspritze; *Wk.*, Wasserkanal; *vas def.prox.*, Vas deferens prox.

Textfig. 17 (S. 408). Männlicher Geschlechtsapparat von *Cirroteuthis umbellata*. *pen.*, Penis; *gl.acc.pen.3*, dritte accessorische Drüse des Penis; *gl.acc.pen.2*, zweite accessorische Drüse des Penis; *gl.acc.pen.1*, erste accessorische Drüse des Penis; *Wk.*, Wasserkanal; *test.*, Hoden; *v.d.prox.*, Vas deferens prox.; *ves.sem.I.*, Vesicula seminalis 1; *ves.sem.II.*, zweite Samendrüse; *ves.sem.III.*, dritte Samendrüse; *gl.acc.*, accessorische Samendrüse.

Textfig. 18 (S. 409). Schematische Darstellung des männlichen Geschlechtsapparates von *Stauroteuthis* sp. Ventralansicht. Bezeichnung wie in 17. Ferner: *b.Needh.*, Needhamsche Tasche; *Wk.dext.*, rechter Wasserkanal; *Wk.sin.*, linker Wasserkanal.

Textfig. 19 (S. 410). Querschnitt durch den ersten Abschnitt der Vesicula seminalis von *Cirroteuthis umbellata*. *Gltr.*, Gleitrinne; *W.*, Längswulst; *Sp.*, Sperma.

Textfig. 20 (S. 411.) Querschnitt durch den zweiten Abschnitt der Vesicula seminalis von *Cirroteuthis umbellata*. *Gltr.*, Gleitrinne.

Textfig. 21 (S. 412). Schnitt durch eine Windung des dritten Abschnittes der Vesicula seminalis von *Cirroteuthis umbellata*.

Textfig. 22 (S. 413). Querschnitt durch die untere der accessorischen Drüsen des Penis.

Textfig. 23 (S. 414). Schnitt durch die beiden vorderen accessorischen Drüsen des Penis. Bezeichnungen wie in Textfig. 18.

Textfig. 24 (S. 456). Armnerv mit Saugnapfnerven von *Cirroteuthis umbellata*. *g.cirri.*, Ganglion einer Cirre; *n.cirri.*, Cirrennerv; *nn.ac.*, Saugnapfnerven; *g*, Saugnapfganglion; *ac.*, Saugnapf.

Textfig. 25 (S. 461). Rechtes Sternganglion von *Stauroteuthis* sp. *n.pall.ext.*, Nervus pallialis externus; *n.pall.int.*, Nervus pallialis internus; *g.stell.*, Mantelganglion.

Textfig. 26 (S. 463). Visceralnerven von *Stauroteuthis* sp. Ventralansicht. *n.visc.*, Nervus visceralis; *n.v.ceph.*, Nervi venae cephalicae; *n.depr.infund.*, Nervus musculi depressoris infundibuli; *n.m.add.pall.med.*, Nervus musculi adductoris pallii mediani; *rect.*, Enddarm; *n.rect.*, Nervi rectales; *uret.*, Nierenpapille; *Nsp.*, Nierenspritze; *n.cord.branch.*, Kiemenherznerv; *g.card.branch.*, Ganglion cardiacum branchiale; *Pdr.*, Pericardialdrüse (Kiemenherzanhang); *c.branch.*, Cor branchiale; *n.cord.*, Nervus cordis; *n.abd.*, Nervus abdominalis; *pen.*, Penis; *c.g.branch.*, Kommissuren der Kiemenganglien; *art.branch.*, Kiemenarterie; *g.branch.*, Kiemenganglien *n.sacc.ren.*, Nierensacknerven; *n.gonod.*, Nervus gonoductus; *gl.acc.pen.*, accessorische Drüsen des Penis; *ren.*, Nierensack; *c.visc.*, Kommissur der Visceralnerven.

Textfig. 27 (S. 471). Magenganglion (Ganglion gastricum) von *Cirroteuthis umbellata* mit ausstrahlenden Nerven. *oes.*, Oesophagus; *rect.*, Enddarm; *nn.symp.*, sympathische Nerven; *nn.stom.*, Kaumagennerven; *nn.stom.coec.*, Blindmagennerven; *stom.*, Kaumagen; *stom.coec.*, Blindmagen; *duct.hep.*, Gallengang; *nn.duct.hep.*, Nervi ductuum hepaticorum (Gallengangnerven); *nn.recti.*, Enddarmnerven; *g.gstr.*, Magenganglion.

Textfig. 28 (S. 473). Statocysten von *Stauroteuthis* sp. *B.d.w.*, Basis der Zapfenwülste; *c.end.*, Endolymphatischer Raum; *crist.stat.*, Crista statica; *mac.stat.* Macula statica.

Erklärung der Tafelabbildungen.

Tafel VIII.

Fig. 1. Präparat der Kopfpartie von *Cirroteuthis umbellata.* Rechte Seite. *art.caps.hep.*, Arteria capsulae hepaticae; *art.infund.prop.*, Arteria infundibuli propria; *art.ophth.*, Arteria ophthalmica; *c.v.brach.ext.*, Circulus venosus brachialis externus; *gl.sal.post.*, hintere Speicheldrüse; *infund.*, Trichter; *Kpfh.*, Kopfhöhle; *m.depr.infund.*, M. depressor infundibuli; *Orbitalkn.*, Orbitalknorpel; *phar.*, Schlundkopf; *St.K.*, Statocystenkapsel; *v.cer.*, V. cerebri; *v.cer.ophth.* V. cerebro-ophthalmica (*r.ant.*, *r.post.*, vorderer und hinterer Ast); *v.infund.lat.*, V. infundibuli lateralis; *v.infund.prop.*, V. infundibuli propria; *v.phar.sup.*, V. pharyngealis superior.

Fig. 2. Schlundkopf von *Stauroteuthis* sp., von hinten. *art.bucc.*, Arteria buccalis; *c.bucc.sup.inf.*, Commissura buccalis superior inferior; *c.g.bucc.inf.*, Commissur der unteren Schlundganglien; *g.bucc.inf.*, unteres Schlundganglion; *n.mand.*, N. mandibularis; *n.max.*, N. maxillaris; *oes.*, Speiseröhre; *sin.gl.sal. ant.*, Sinus der vorderen Speicheldrüsen; *v.cer.ophth.*, V. cerebro-ophthalmica; *v.phar.inf.*, V. pharyngealis inferior (= Ductus reuniens); *v.suboes.*, V. suboesophagealis.

Fig. 3. Schlundkopf von *Cirroteuthis umbellata.* Ventralansicht. *art.bucc.*, Arteria buccalis; *Bdgw.Str.*, Bindegewebsstreifen; *c.bucc.sup.inf.*, Commissura buccalis superior inferior; *c.g.bucc.inf.*, Commissur der unteren Schlundganglien; *duct.gl.sal.post.*, Ausführgang der hinteren Speicheldrüse; *g.bucc.inf.*, unteres Schlundganglion; *lab.*, Lippe; *n.mand.*, N. mandibularis; *n.max.*, N. maxillaris; *n.symp.*, N. sympathicus; *oes.*, Speiseröhre; *phar.*, Schlundkopf; *sin.gl.sal.post.*, Sinus der hinteren Speicheldrüse; *v.gl.sal.post.*, V. glandulae salivalis posterioris; *v.phar.inf.*, V. pharyngealis inferior (= Ductus reuniens); *v.suboes.*, V. suboesophagealis.

Tafel IX.

Fig. 4. Gefäßsystem von *Cirroteuthis umbellata.* Ventralansicht. *Aort. ceph.*, Aorta cephalica; *aort.post.*, Aorta posterior; *art.caps.hep.*, Art. capsulae hepaticae; *art.branch.*, Kiemenarterie; *art.cil.*, Ciliararterie; *art.cord.branch.*, Kiemenherzarterie; *art.genit.* Genitalarterie; *art.hep.gastr.*, Arteria hepatogastrica; *art.ophth.*, Arteria ophthalmica; *art.ophth.inf.*, Arteria ophthalmica inferior; *art.ophth.sup.*, Arteria ophthalmica superior; *art.pall.lat.*, Arteria pallialis lateralis; *art.pall.med.*, Arteria pallialis media; *art.ped.*, Arteria pedalis; *art.rect.*, Arteria rectalis; *c.v.brach.ext.*, Circulus venosus brachialis externus; *c.v.brach.int.*, Circulus venosus brachialis internus; *c.art.*, Cor arteriosus; *c.branch.*, Cor branchialis; *duct.com.*, Ductus communicans; *sin.gl.sal.post.*, Sinus glandulae salivalis posterioris; *sin.ophth.*, Sinus ophthalmicus; *v.ac.*, v. acetabuli; *v.an.*, v. analis; *v.brach.I,II,III*, v. brachialis I, II, III; *v.brach.prof.*, v. brachialis profunda; *v.brach.prof.com.*, v. brachialis profunda communis; *v.brach.superfic.*, v. brachialis superficialis; *v.branch.lien.*, v. branchio-lienalis; *v.cav.*, v. cava; *v.ceph.*, v. cephalica; *v.cer.-ophth.*, v. cerebro-ophthalmica; *v.circumorb.*, v. circumorbitalis; *v.genit.*, v. genitalis; *v.gl.sal.post.*, v. glandulae salivalis posterio-

ris; *v.infund.lat.*, Vena infundibuli lateralis; *v.infund.prop.*, v. infundibuli propria; *v.mes.*, v. mesenterica; *v.m.depr.infund.*, v. musculi depressoris infundibuli; *v.m.pall.med.*, v. musculi pallii mediani; *v.ophth.*, v. ophthalmica; *v.pall.*, v. pallialis; *v.phar.inf.*, v. pharyngealis inferior; *v.suboes.*, v. suboesophagealis; *v.supraceph.*, v. supracephalica; *v.supraorb.*, v. supraorbitalis.

Fig. 5. Zentrales Nervensystem von *Cirroteuthis umbellata*. Dorsalansicht. *c.bucc.sup.inf.*, Commissura buccalis superior inferior; *c.lat.post.*, Commissura lateralis posterior; *g.brach.*, Ganglion brachiale; *g.bucc.sup.*, Ganglion buccale superius; *g.cer.*, Ganglion cerebrale; *g.ophth.*, Ganglion ophthalmicum; *g.opt.*, Ganglion opticum; *g.visc.*, Ganglion viscerale; *lob.bas.ant.*, Lobus basalis anterior; *lob.bas.post.*, Lobus basalis posterior; *lob.front.inf.*, Lobus frontalis inferior; *lob.front.sup.*, Lobus frontalis superior; *lob.vert.*, Lobus verticalis; *n.acc.pall.*, N. accessorius pallialis; *n.antorb.sup.*, N. antorbitalis superior; *n.brach.I,II,III*, N. brachialis I, II, III; *n.caps.hep.*, N. capsulae hepaticae; *n.lab.*, N. labialis; *n.oculom.sup.post.*, N. oculomotorius superior posterior; *n.ophth.sup.ant.*, N. ophthalmicus superior anterior; *n.ophth.sup.post.*, N. ophthalmicus superior posterior; *n.opt.*, N. opticus; *n.pa.*, N. pallialis; *n.ret.*, N. retinae, *n.visc.*, N. visceralis.

Fig. 6. Zentrales Nervensystem von *Cirroteuthis umbellata*. Linke Seite. Wie Fig. 5. Ferner: *Bdw.*, Bindegewebswulst; *c.end.*, endolymphatischer Raum; *c.interbrach.*, Commissura interbrachialis; *c.lat.ant.*, Commissura lateralis anterior; *c.p.*, perilymphatischer Raum; *crist.stat.*, Crista statica; *g.ped.*, Ganglion pedale; *Köll.g.*, KÖLLIKERscher Gang; *mac.stat.*, Macula statica; *n.ac.*, Saugnapfnerv; *n.antorb.inf.*, N. antorbitalis inferior; *n.cirr.*, N. cirri; *n.crist.stat.ant.*, N. cristae staticae anterior; *n.crist.stat.post.*, N. crista staticae posterior; *n.infund.ant.*, N. infundibuli anterior; *n.infund.post.*, N. infundibuli posterior; *n.mac.stat.*, N. maculae staticae; *n.oculom.inf.ant.*, N. oculomotorius inferior anterior; *n.oculom.inf.post.*, N. oculomotorius inferior posterior; *n.olf.*, N. olfactorius; *n.ophth.inf.*, N. ophthalmicus inferior; *n.ven.cav.*, N. venae cavae.



Das Nervensystem von Astacus fluviatilis (Potamobius astacus L.).

Ein Beitrag zur Morphologie der Dekapoden.

Von

Wilhelm Keim,

Assistent am zoologischen Institut.

(Aus dem Zoologischen Institut in Marburg.)

Mit 28 Figuren im Text.

Die grob morphologischen Verhältnisse des Nervensystems von *Astacus fluviatilis* zu untersuchen, soll die Aufgabe der nachfolgenden Arbeit sein. Zur allgemeinen Orientierung und Einführung in diese Studien diente die Arbeit von Huxley: »Der Krebs«. Die Literatur zeigt vielfach Unklarheiten und Differenzen, deshalb sei im folgenden nur ganz kurz die hauptsächlichste Literatur, die sich mit der Morphologie des Nervensystems der Crustaceen beschäftigt, erwähnt; näher darauf eingegangen soll im speziellen Teil dieser Arbeit werden. Die morphologischen Arbeiten beschränken sich meistens auf die Behandlung des »Kopfganglions« (Ganglion supraoesophageum) und der Kopfnerven, während die Arbeiten von Krohn, Lemoine, Moquard und Police hauptsächlich das sympathische Nervensystem, und zwar die Ganglien und Nerven des Magens behandeln. Der Verlauf der Nerven im Thorax und Abdomen ist, außer von Brandt und von Krohn, bisher selbst noch nicht genauer dargestellt worden.

Als die ältesten Arbeiten über den Flußkrebs, die auch Angaben über das Nervensystem enthalten, müssen die Untersuchungen von Willis (1672), Swammerdam (1720), Rösel (1755), Herbst (1790) und Cuvier (1805) genannt werden. Bis zum Jahre 1818 war nur das centrale Nervensystem des Flußkrebses bekannt, und erst Suckow entdeckte einen Teil des sympathischen Nervensystems: den Herznerven.

Zehn Jahre später »glaubte« J. Müller ein längliches — Gang-

lion frontale — entdeckt zu haben, das dem Ganglion ventriculi superius in dieser Arbeit gleichkäme.

In demselben Jahre (1828) veröffentlichten AUDOUIN und MILNE EDWARDS ihre Arbeit: Troisième mémoire sur l'anatomie et la physiologie des Crustacés; recherches anatomiques sur le système nerveux; sie erwähnen zum erstenmal, daß das sympathische Nervensystem aus den Schlundcommissuren seinen Ursprung nimmt und beschreiben das Oesophagusganglion und den Magennerven.

BRANDT (1829) beschrieb außer dem centralen Nervensystem die Innervation der Schere, ferner den näheren Verlauf der Magennerven (1836); außerdem stellte er fest, daß zwischen dem Nervensystem des Flußkrebses, des Hummers und der Krabben kein wesentlicher Unterschied besteht.

KROHN (1834) fand außer der Mageninnervation auch die Innervation des Darmes vom letzten Abdominalganglion aus.

Die Beobachtungen BRANDTS wurden zum Teil später (1844) von SCHLEMM bestätigt; er konnte den Magennerven bis zur Leber verfolgen. Nervus hepaticus.

LEMOINE (1861) fand die beiden Verbindungsnerven des Gehirns mit dem sympathischen Nervensystem; ferner beschrieb er einen Herznerven an der Unterseite des medianen Blutgefäßes; diese Beobachtung wurde jedoch später von MOCQUARD widerlegt.

Im Jahre 1863 gab OWSJANNIKOW mehrere Arbeiten über vergleichend anatomische und histologische Untersuchungen bei Crustaceen heraus. Weiter seien die Arbeiten von ROUCH (1886) und BOUVIER (1889) erwähnt.

MOCQUARD (1883) hat ausführlich den Magen der thoracostraken Crustaceen bearbeitet. Seine Resultate über das Magenmuskelsystem legte ich meinen Untersuchungen zu Grunde und benutzte die von ihm gebrauchten Bezeichnungen für die Magenmuskulatur. Die Beschreibung des sympathischen Nervensystems habe ich für den Flußkrebs ergänzt und teilweise richtiggestellt.

Zu erwähnen ist zum Schluß noch die Arbeit von POLICE (1909), der ebenfalls bei einer ganzen Reihe von Crustaceen das sympathische Nervensystem untersucht hat.

Eine eingehende histologische Bearbeitung des Nervensystems hat KRIEGER, der hauptsächlich die räumliche Anordnung der histologischen Elemente und ihre Verbindung untereinander untersuchte, gegeben. KRIEGERS Arbeit, in der, auf Grund der histologischen Untersuchungen, die Anzahl der von den Ganglien abgehenden Nerven

angegeben worden ist, diente mir zur Auffindung der gesuchten Nerven, deren Ursprung KRIEGER richtig angibt, deren weiterer Verlauf aber öfters nicht mit KRIEGERS Angaben übereinstimmt.

Meine Aufgabe bestand in der Hauptsache nun darin, das bisher über das Nervensystem von *Astacus fluviatilis* Gefundene zusammenzufassen und zu vergleichen, ferner die Innervation des Thorax, des Abdomens und der Extremitäten topographisch darzustellen. Die verschiedenen Abweichungen, die ich bei meinen Untersuchungen gefunden habe, sind im speziellen Teil jedesmal hervorgehoben.

Soweit für die Nerven schon Namen vorhanden waren, habe ich diese in der Hauptsache beibehalten oder unter mehreren den bezeichnendsten herausgewählt. Die neuen Namen, die sich hauptsächlich auf den Thorax und das Abdomen beziehen, habe ich aus vergleichenden Betrachtungen mit den Arthropoden genommen unter Berücksichtigung der Arbeit über *Dytiscus marginalis* L. von HOLSTE und besonders der Arbeit von W. SCHMIDT über das Muskelsystem von *Astacus fluviatilis*.

Meinen Zeichnungen konnte ich vielfach, dank des Entgegenkommens meines Freundes W. SCHMIDT, die Darstellung des Muskelsystems zu Grunde legen. Was die Zeichnungen selbst betrifft, so ist zu sagen, daß oft größere Verschiedenheiten bei der Innervierung der einzelnen Organe festzustellen sind. Die gegebenen Zeichnungen stellen ein Bild dar, wie es sich aus einer Reihe von Beobachtungen ergibt; nur die konstant wiederkehrenden Nerven sind hier angegeben und grobe Abweichungen sind dabei nicht berücksichtigt worden.

Präparationsmethode.

Es wurden in Chloroform abgetötete Tiere verwandt, die 2 bis 3 Tage in 60% Alkohol gehärtet worden waren. Für die Auffindung der feineren Nerven benutzte ich Tiere, die in einer ZENKERschen Lösung konserviert waren, da hierbei die Muskelpräparation besser von statten geht. In Formol aufbewahrte Tiere sind für Nervenpräparationen erst nach langem Liegen geeignet und daher unpraktisch.

Die Methylenblaufärbung am ganzen Tier führte zu keinem Resultat, dagegen konnte ich mit der Injektion von einer schwachen Methylenblaulösung am lebenden Tier sehr schöne Färbungen beobachten. Zur Injektion benutzte ich eine Methylenblaulösung 1:10000 (in physiologischer Kochsalzlösung gelöst), und zwar injizierte ich in die Ganglienkette des Abdomens.

Fig. 1*a*.

Gesamtbild des zentralen Nervensystems von *Astacus fluviatilis*. Cephalothorax und Abdomen, sowie erster und fünfter Gehfuß von oben geöffnet. Zeigt das Ober- und Unterschlundganglion, das Kommissurenganglion, das Oesophagusganglion, die fünf Ganglien des Thorax und die fünf Abdominalganglien sowie das Schwanzganglion. — Die Buchstabenerklärungen für sämtliche Figuren befinden sich am Schlusse der Arbeit S. 542.

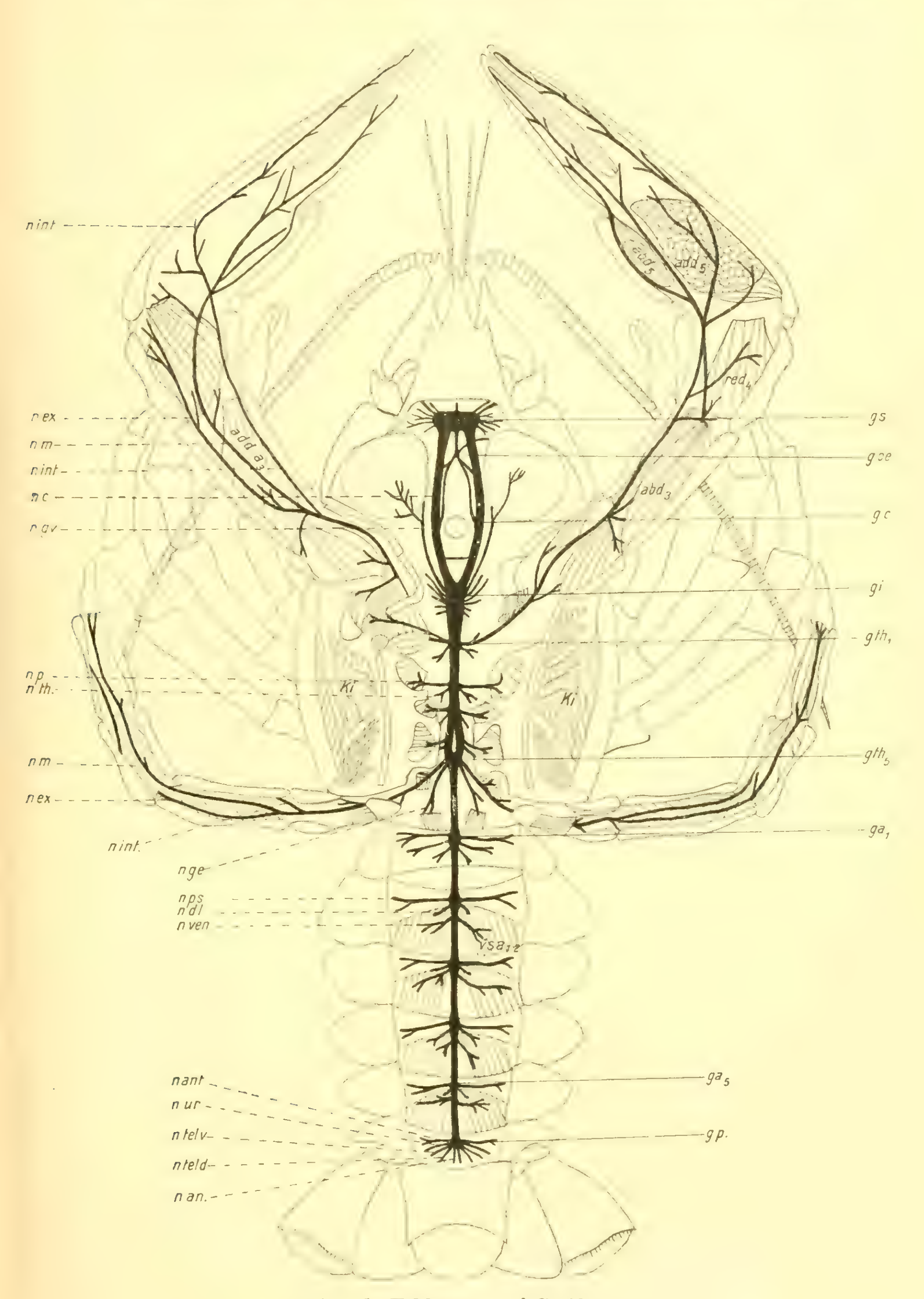


Fig. 1*b* (Erklärung auf S. 488).

Kleinere Körperabschnitte wurden zur Befestigung in Paraffin eingebettet und alsdann aufpräpariert. Zur groben Präparation wurde eine schwache Lupe und für feinere Untersuchungen das Zeißsche Binocular (a_2 2) benutzt.

Zum Vergleich wurden ferner *Astacus leptodactylus* und *Homarus vulgaris* herangezogen.

Allgemeines.

Die Verteilung der Ganglien und Nerven beim Flußkrebs gestaltet sich folgendermaßen:

Im Cephalothorax finden wir zunächst das Oberschlundganglion (Ganglion supraoesophageum g. s.) durch zwei Schlundcommissuren (Nervus commissurae, *n.c.*) mit dem Unterschlundganglion (Ganglion infraoesophageum, *g.i.*) verbunden; weiter setzt sich das Centralnervensystem in die fünf Thoracalganglien (Ganglion thoracale primum — quintum, $g.th._{1-5}$) und dann im Abdomen in die fünf Abdominalganglien (Ganglion abdominale primum — quintum, $g.a._{1-5}$) fort, um mit dem Schwanzganglion (Ganglion postabdominale, *g.p.*) zu endigen. (Siehe Fig. 1*a* u. *b*, S. 488 u. 489.)

Es ist demnach folgende Einteilung des Nervensystems beim Flußkrebs festzuhalten.

A. Cephalothorax.

- I. Ganglion supraoesophageum (*g.s.*).
- II. Ganglion commissurae (*g.c.*).
  Sympathisches Nervensystem:
  1. Ganglion oesophagei (*g.oe.*).
  2. Ganglion frontale (*g.f.* Fig. 7*b*).
  3. Ganglion ventriculi superius (*g.v.* Fig. 7*b*).
  4. Darminnervierung (Fig. 13).
- III. Ganglion infraoesophageum (*g.i.*).
- IV. Ganglion thoracale primum — quintum ($g.th._{1-5}$).

B. Abdomen.

- V. Ganglion abdominale primum — quintum ($g.a._{1-5}$).
- VI. Ganglion postabdominale (*g.p.*).

Cephalothorax.

Das Oberschlundganglion.

(Ganglion supraoesophageum, *g.s.* Fig. [1], **2**, [3, 4, 5, 7*a* u. *b*, 12 und 13].)

Das scheibenförmige Oberschlundganglion (Fig. 2 *gs*) liegt vorn im Kopfe, zwischen den Musculi basales (*oba* u. *p*) und dem Exoskelet,

und zwar auf dem Antennularsomit. Nach oben verjüngt sich das Gehirn in die beiden Lobi optici (*lo.* Fig. 3), von denen die Augennerven (Nervi optici, $n.o_1$ Fig. 2 u. 3) ausgehen, dicht hinter diesen Augennerven entspringen die Augenmuskelnerven (Nervi oculomotorii, $n.o_2$ Fig. 2 u. 3). Weiter gehen vom Oberschlundganglion an der Vorderseite die Nerven für die erste Antenne (Nervi antennales primi, $n.a_1$ Fig. 2 u. 4) ab, desgleichen in horizontaler Richtung nach beiden Seiten die Hautnerven (Nervi tegumentarii. *n.t.* Fig. 2) und endlich

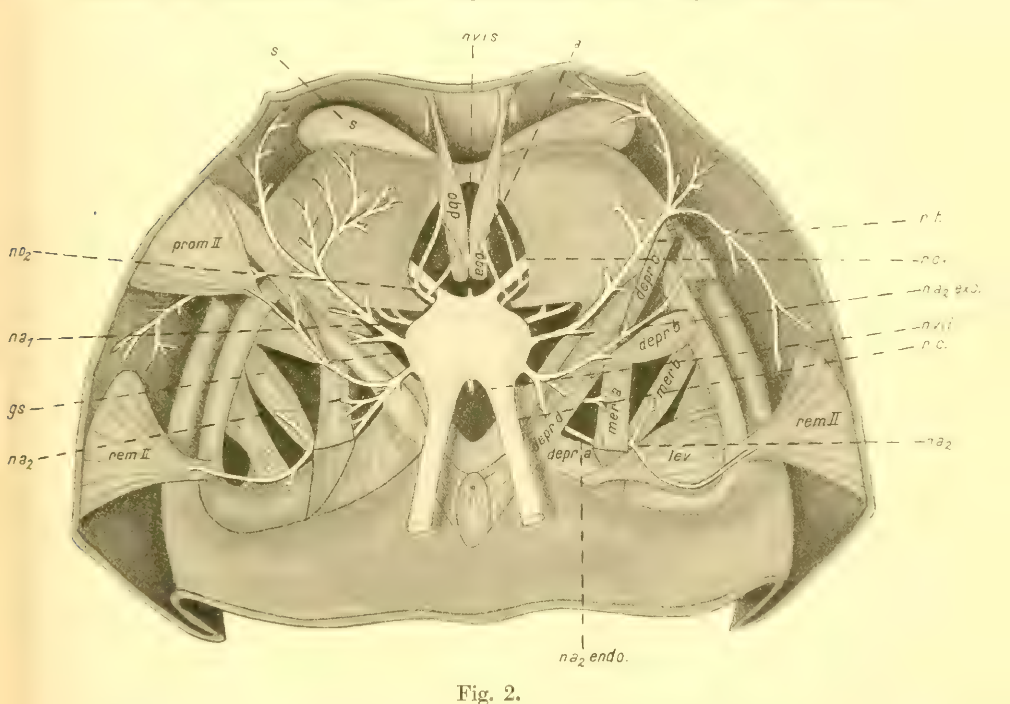


Fig. 2.

Aufsicht auf das Oberschlundganglion. Cephalothorax hinter den Scheitelfortsätzen aufpräpariert. Die Figur zeigt das Oberschlundganglion mit abgehenden Nerven.

von der hinteren unteren Seite die Nerven für die zweite Antenne (Nervi antennales secundi, $n.a_2$ Fig. 2 u. 5). Zu diesen fünf paarigen Nerven kommen noch zwei unpaare Magennerven, die schon Lemoine festgestellt hat (Nervus ventriculi impar superior, *n.v.i.s.*, und Nervus ventriculi impar inferior, *n.v.i.i.* Fig. 2), der obere unpaare Magennerv, der zwischen den Augennerven seinen Ursprung nimmt, und der untere unpaare Magennerv, der zwischen den Schlundcommissuren entspringt. Der weitere Verlauf dieser beiden Nerven wird bei Besprechung des sympathischen Nervensystems berücksichtigt werden.

Zwei weitere Nerven, die Owsjannikow angibt und die zu den beiden seitlichen Stirnfortsätzen gehen sollen, sind von Krieger nicht beschrieben worden. Es ist mir auch nicht gelungen, diese Nerven, die zwischen dem Augennerven ($n.o_1$ Fig. 2) und dem Nerv der inneren Antenne ($n.a_1$ Fig. 2) entspringen sollen, aufzufinden; es könnte sich nur um mikroskopisch kleine Nervenfasern handeln, die bei der Präparation mit dem Binocular nicht erkannt werden können. Derselbe Forscher stellt folgendes in bezug auf das Oberschlundganglion fest: »Vergleichen wir nun das Kopfganglion unseres Flußkrebses mit dem des *Palinurus locusta*, so finden wir, daß viele Verhältnisse

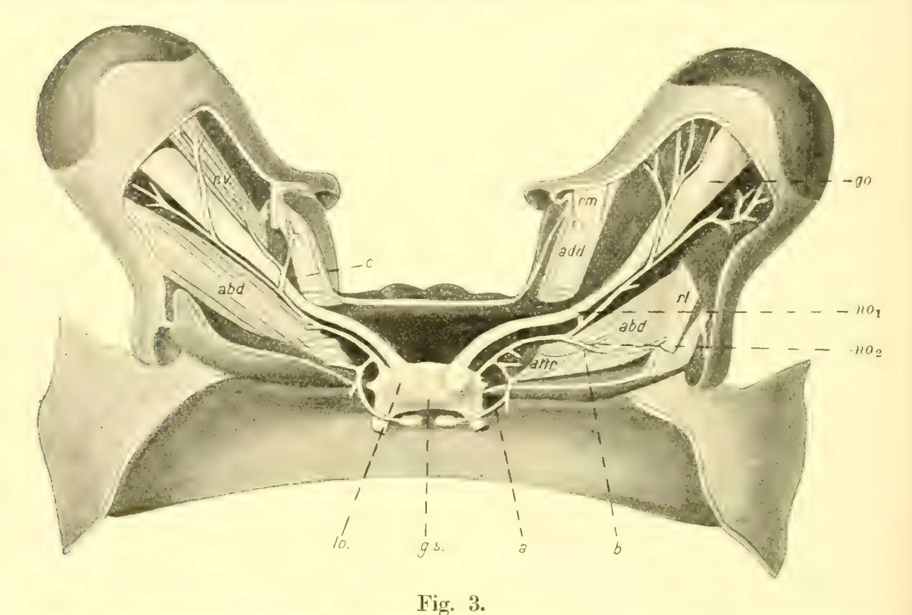


Fig. 3.

Augen- und Augenmuskelnerven. Augenstiel von oben geöffnet. (Musculus oculi retractor dorsalis abpräpariert.)

einander gleich sind. Nur in der Form findet eine geringe Abweichung statt. Beim Flußkrebs ist es etwas länger und schmäler als beim *Palinurus locusta*, deshalb ist beim ersten ein größerer Zwischenraum zwischen dem Sehnerven und demjenigen, welchen Milne-Edwards als »tégumentaire« bezeichnet. Der Augenmuskelnerv ist beim *Astacus fluviatilis* vom Opticus mehr entfernt als beim *Palinurus*.«

Mit dem Unterschlundganglion (*g.i.* Fig. 6) ist das Gehirn durch zwei Commissuren (*n.c.* Fig. 6) verbunden, die den Oesophagus umschließen und durch eine Querbrücke (*br.* Fig. 6), die dicht hinter diesem liegt, miteinander in Verbindung stehen. Kurz vor dieser

Brücke finden wir die beiden Commissurenganglien (Ganglion commissurae, *g.c.* Fig. 6) als Anschwellungen der Schlundcommissuren (Nervi commissurae, *n.c.* Fig. 6).

Augennerv.

(Nervus opticus, $n.o_1$ Fig. [2] und **3.**)

Der Augennerv verläßt, wie schon erwähnt, das Oberschlundganglion an den beiden Verjüngungen des Gehirns, die als Lobi optici (*lo*) bezeichnet werden. Er wendet sich sofort dorsal und liegt in der Mitte des Augenstieles zwischen dem Musculus oculi adductor (*add*) und dem Musculus oculi abductor (*abd*), ferner zwischen dem Musculus oculi retractor dorsalis und dem Musculus oculi retractor ventralis (*r.v.* Fig. 3; der dorsale Muskel *rd* ist hier wegpräpariert). Nach vorne verbreitert er sich allmählich zu einem dicken, cylindrischen Augenganglion (Ganglion opticum, *g.o.* Fig. 3). Seitlich werden von dem Augennerven keine Nervenfasern abgegeben; die Innervation der Augenmuskel geschieht durch den Augenmuskelnerven ($n.o_2$ Fig. 3).

Augenmuskelnerv.

(Nervus oculomotorius, $n.o_2$ Fig. [2] und **3.**)

Dieser bei weitem schwächere Nerv hat die Aufgabe, sämtliche Muskeln des Auges zu innervieren, und zwar liegt er dicht neben dem Augennerven (Fig. 3 $n.o_2$). Der erste Nerv *a*, der von ihm abgeht, innerviert die Musculi basales (*ob* Fig. 2), und ist deshalb mit ein Beweis, daß die von WALTER SCHMIDT beschriebenen Muskeln (Musculus oculi basalis anterior und Musculus oculi basalis posterior (*oba* u. *obp* Fig. 2) zu den Augenmuskeln gehören, von diesem Seitenast *a* wird auch der Musculus oculi attractor (*attr.* Fig. 3) mit Nerven versorgt. Ein weiterer Ast *b* innerviert den Musculus oculi abductor (*abd*), den Musculus oculi retractor lateralis (*rl*) und dorsalis (*rd*), desgleichen *c* den Musculus oculi retractor medialis (*rm*) und ventralis (*rv*) und den Musculus oculi adductor (*add*); ferner verteilen sich die weiteren eingezeichneten Nervenäste, die hier nicht näher bezeichnet werden sollen, im Bindegewebe des Auges (Fig. 3 *a*, *b*, *c*).

Hautnerv.

(Nervus tegumentarius, *n.t.* Fig. **2**, [6 *n.v.*, und 14].)

Von MILNE-EDWARDS wurde dieser Nerv zum ersten Male beschrieben und als »nerf tégumentaire« bezeichnet; er zieht an dem oberen Rande des Antennularsternums nach der Seitenwand des Cephalothorax und verteilt sich im Bindegewebe desselben (*n.t.* Fig. 2).

Kurz hinter seiner Ursprungsstelle teilt sich der Hautnerv in viele Äste, von denen der eine unter der grünen Drüse herzieht und

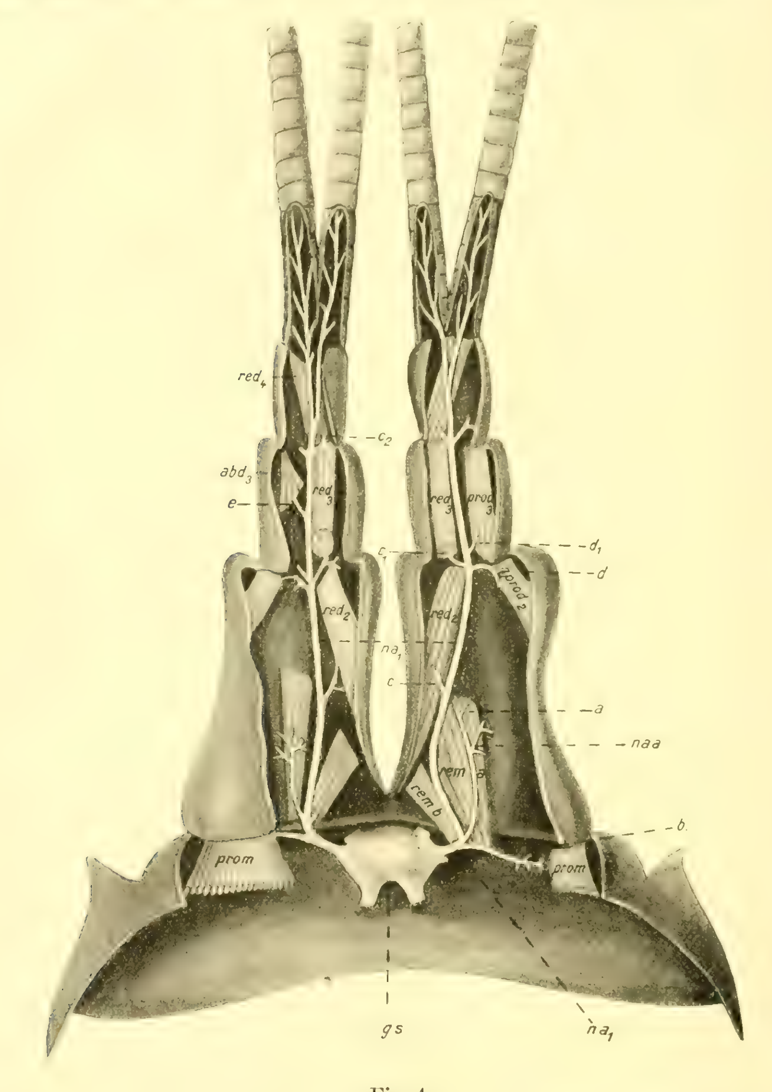


Fig. 4.
Innervation der ersten Antenne. Dorsal aufpräpariert. Nervus antennalis primus na_1 und Nervus acusticus *naa*.

die Harnblase mit Nerven versorgt (*n.v.* Fig. 6), indem dieser Nervus vesiculae sich um die grüne Drüse und die Harnblase herumlegt und auf dieser wieder nach vorne zieht (Fig. 6). Auch die Hypodermis

über dem Magen wird vom Hautnerven innerviert (*n.t.* Fig. 14); die Beobachtung dieser Nerven wird meistens durch eingelagertes Pigment erschwert.

Nerv der ersten Antenne.

(Nerus antennalis primus, $n.a_1$ Fig. [2] und **4**.)

Der erste Antennennerv verläßt das Gehirn auf der Vorderseite; er zieht zwischen dem Musculus remotor *b* (*rem.b*) und dem Musculus remotor *a* (*rem.a*) der ersten Antenne (Fig. 4) hindurch nach vorne. An der hinteren Ansatzstelle dieser Muskel entsendet er zwei Äste, von denen der eine zum Gehörorgan zieht und als Nervus acusticus bezeichnet wird (*n.a.a.* Fig. 4). Ob ein eigentliches Ganglion dort zu finden ist, konnte ich bei dieser grob morphologischen Arbeit nicht feststellen; vom Rath sagt hierüber folgendes: »Zum Gehörorgan zweigen sich von dem Nervenast der Antennula Fasern ab, welche sich unter der Gehörgrube, nach einer chromatophorenreichen Zellenschicht, in feine Faserbüschel auflösen.« Weiter wird an den Musculus remotor (*rem.a*) der Nervenast *a*, an den Musculus promotor (*prom*) der Ast *b* (Fig. 4), ferner *c* an den Musculus $reductor_2$ (red_2) und endlich *d* an den Musculus $productor_2$ ($prod_2$) abgegeben. In jedem folgenden Segment werden die Musculi productores (*prod*) und reductores (*red*) von den entsprechenden Nerven d_1 und c_1 usw. innerviert (Fig. 4 a, b, c, d, d_1, c_1); ein schwacher Muskel — Musculus abductor (*abd*) — wird von einem Ast *e* versorgt. Der Musculus remotor *b* (*rem.b*) wird, wie aus Fig. 4 ersichtlich ist, von einem besonderen, sehr feinen Nerven innerviert. Die Geißeln selbst enthalten keine Muskulatur mehr, und die dort vorhandenen Nerven gehen zu den Hautsinnesorganen; ob diese in direktem Zusammenhang mit den Nerven stehen, soll hier nicht näher behandelt werden, es sei nur auf die Arbeiten von Retzius, vom Rath und Claus verwiesen, die sich eingehend mit dieser Frage beschäftigt haben.

Nerv der zweiten Antenne.

(Nervus antennalis secundus, $n.a_2$ Fig.[2] und **5**.)

Als letzter vom Oberschlundganglion ausgehender Nerv sei der zweite Antennennerv genannt; er entspringt an der hinteren Ecke des Gehirns, zieht über den Musculus depressor *d* (*depr.d*) zum Musculus depressor *b* (*depr.b*) und teilt sich hier in zwei fast gleich starke Äste, von denen der eine den Endopoditen (Fig. 5 na_2endo), der andere den Exopoditen (Fig. 5 na_2exo) der zweiten Antenne innerviert (Nervus endopoditis und Nervus exopoditis).

Der Nervus endopoditis zieht zwischen den Musculi flexores (*flex*) und extensores (*ext*) nach vorn und geht, nachdem er diese Muskeln und den Musculus carpopoditis (*carp.a*) innerviert hat (Fig. 5 *a*, *b*, *c*), als ein dicker Ast in die Geißel, wo die analoge Innervierung, wie in der ersten Antenne stattfindet; besonders reich mit Nerven sind die Gelenke der einzelnen Segmente versehen (Fig. 5 na_2endo).

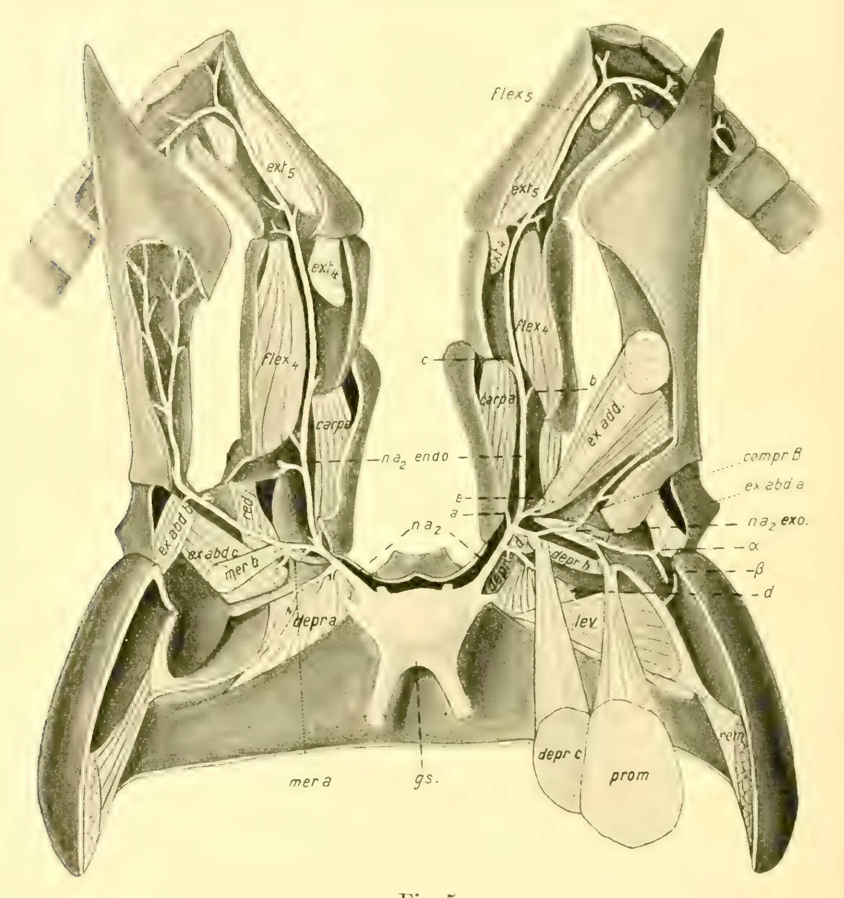


Fig. 5.

Innervation der zweiten Antenne. Wie bei der ersten Antenne geöffnet. (Musculus meropoditis a abpräpariert.)

Der Nervus exopoditis zieht über den Musculus compressor basipoditis (*compr.B*) hin, teilt sich in zwei Äste (α und β), von denen α sich im Bindegewebe des Exopoditen verzweigt, während β den Musculus exopoditis abductor *a* (*ex.abd.a*) innerviert und sich dann im Bindegewebe und den Sinnesorganen verteilt. Vom Exopodit-

nerven (*na_2exo*) werden ferner die Musculi depressores (*b* u. *c*), (*depr.b* u. *c*), der Musculus promotor (*prom*), der Musculus compressor basipoditis (*compr.B*), ferner die Musculi exopoditis abductores (*b* u. *c*), (*ex.abd.b* u. *c*), der Musculus reductor (*red*) und endlich die Musculi meropoditis (*a* u. *b*), (*mer.a* u. *b*) innerviert (Fig. 5 *na_2exo*).

Von einem besonderen Nervenast *d* werden die Musculi depressores (*a* u. *d*), (*depr.a* u. *d*), sowie der Musculus remotor (*rem*) und levator (*lev*) versorgt, desgleichen wird der Musculus exopoditis adductor (*ex. add*) von einem selbständigen Nerven *e* innerviert (Fig. 5 *d* u. *e*).

Commissurenganglion.

(Ganglion commissurae, *g.c.* Fig. 1, 6, [7, 12, 13 und 16*a*].)

An die Schlundcommissuren ist, auf der nach dem Oesophagus zugekehrten Seite, ein gesondertes sympathisches Ganglion angelagert, während die Nervenfasern in den Commissuren selbst einen ganz ungestörten Verlauf haben.

Diese schwache Anschwellung der Schlundcommissuren — Commissurenganglion (Fig. 6 *g.c.*) — bildet eine Hauptversorgungsquelle für das sympathische Nervensystem und wurde deshalb schon früh als Ganglion bezeichnet. SCHLEMM verwirft diese Bezeichnung, indem er sagt: »Ex utriusque nervi recurrentis communicantis, ubi lateri oesophagei adiacent, parte tumida, quam ob id ipsum non ausim appellare ganglion, hi quattuor exeunt nervi.«

Diese Auffassung ist jedoch nicht zu billigen, denn diese Anschwellungen sind schon mit bloßem Auge beim Krebs zu erkennen, während sie beim Hummer verhältnismäßig kleiner sind. Als »Knoten« (KROHN), die, wie schon oben erwähnt, die Hauptnerven für das Eingeweidenervensystem liefern, sind sie doch wohl als Ganglien zu bezeichnen, da sie sich auch bei der histologischen Untersuchung als solche erweisen. SCHLEMMS Benennungen für die später erwähnten Nervi oesophagei superior und inferior mit den Namen Nervi ventriculi anterior und lateralis sind der Lage nach nicht gut gewählt und deshalb auch nicht weiter angewandt worden.

Der Name »ganglion mandibulaire« (MOCQUARD) für das Commissurenganglion ist ebenfalls nicht zu empfehlen, denn hierdurch könnte man leicht irregeführt werden und meinen, dieses Ganglion versorge hauptsächlich die Mandibelmuskulatur mit Nerven. Dies ist aber nicht der Fall, sondern nur ein Nerv geht von den Schlundcommissuren und nicht direkt aus dem Ganglion zu dem Musculus adductor lateralis (*add.l.*) und dem Musculus abductor minor (*abd.*

mi.), während die Innervierung der übrigen Muskeln der Mandibel vom Unterschlundganglion aus erfolgt (vgl. Fig. 16*a* und Mandibelbeschreibung).

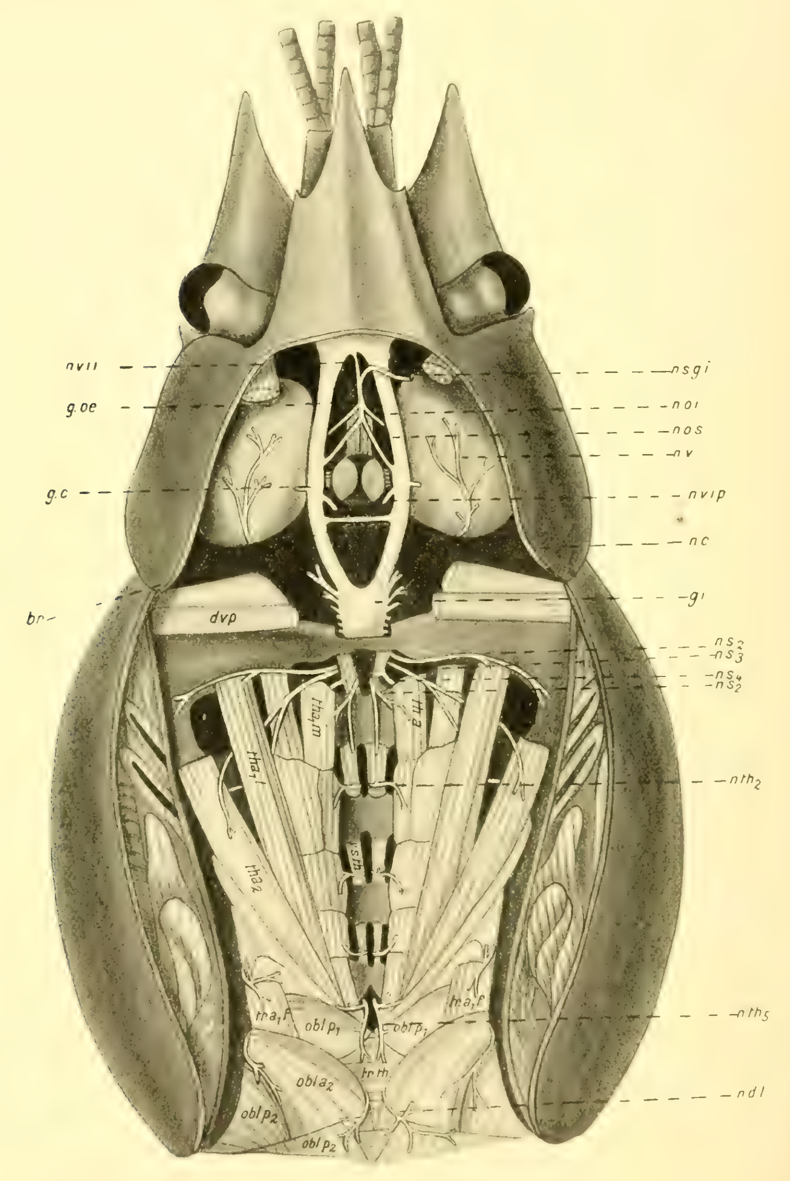


Fig. 6.

Cephalothorax in der Branchiocardialfurche geöffnet; zeigt den Ursprung des sympathischen Nervensystems und die Innervation der thoracalen Muskulatur.

Von diesen Commissurenganglien gehen sowohl an die vordere, als auch an die hintere Magenwand Nerven ab, die schon früher von AUDOUIN und MILNE-EDWARDS, BRANDT, KROHN, LEMOINE und MOCQUARD beschrieben worden sind.

Bei AUDOUIN und MILNE-EDWARDS finden wir zum erstenmal die von den Schlundcommissuren ausgehenden Magennerven erwähnt. BRANDT und KROHN erweiterten die Kenntnis des sympathischen Nervensystems.

LEMOINE fand den Zusammenhang des sympathischen Nervensystems mit dem Gehirn. Er untersuchte das sympathische Nervensystem sehr genau und gibt ein anschauliches Bild des gesamten Nervensystems; die Angaben über die Hauptnerven stimmen mit denen von BRANDT überein; er selbst hat den Verlauf der Nerven noch weiter verfolgt und fand bei den Magennerven die feinsten Verzweigungen. Allerdings präparierte LEMOINE die feineren Nerven erst aus dem Objekt heraus und untersuchte sie auf dem Objektträger unter dem Mikroskop und hierbei scheint manche Verlagerung der Nerven vorgekommen zu sein, so daß wohl hierdurch einige Abweichungen, die ich feststellen konnte, zu erklären sind.

MOCQUARD ist der erste, der das sympathische Nervensystem im Zusammenhang mit den Muskeln untersuchte, und zwar vergleichend-anatomisch bei vielen Thoracostraken. Er stellte viele Abweichungen gegenüber den Angaben LEMOINES fest. Diese sind aber teilweise auch so zu verstehen, daß gerade bei der Mageninnervation große Verschiedenheiten vorkommen. MOCQUARD erwähnt diese ebenfalls in seiner Mitteilung, S. 295: »On trouve donc ici les irrégularités signalées plusieurs fois dans le cours de cette description, et l'on voit que si les racines, le tronc et les branches terminales du stomatogastrique ont, chez les Brachyures et les Macroures supérieurs, un trajet et des rapports constants, la disposition des rameaux secondaires est au contraire essentiellement variable. La même remarque avait été faite par KROHN et BRANDT chez l'Écrevisse.«

Um einen Überblick über die Mageninnervation und ihre Abweichungen zu geben, habe ich die Schemata 9 und 10 (Fig. 9 u. 10) zugefügt; hier sind deutlich die starken Verschiedenheiten bei der Innervierung zu sehen (näheres Seite 505).

Von jedem Commissurenganglion (Fig. 7 *gc*) entspringen je zwei Nerven, die dicht an dem Oesophagus vorbei nach vorne ziehen und sich vor demselben vereinigen. Diese Vereinigungsstelle nennt ALLEN Oesophagusganglion (Fig. 6, 7*a* u. *b* *n.o.s.*, *n.o.i.* und Fig. 1, 6, 7*a* u. *b*

goe.): vom Gehirn ausgehend zieht hier in dieses Ganglion der untere unpaare Magennerv (Fig. 6, 7*a*, *nvii*).

Brandt bezeichnet die oben erwähnten beiden Nerven als Nervus oesophageus anterior und posterior. Diese Bezeichnung ist aber nicht so passend, wie die von Lemoine gebrauchte, er benennt diese beiden Nerven nach ihrer Lage superior und inferior; Mocquard schließt sich dieser Bezeichnungsweise an. Um nun ihre Lage im Cephalothorax noch deutlicher zu charakterisieren, führt man am besten die Bezeichnung ein: Nervus oesophageus superior und Nervus oesophageus inferior.

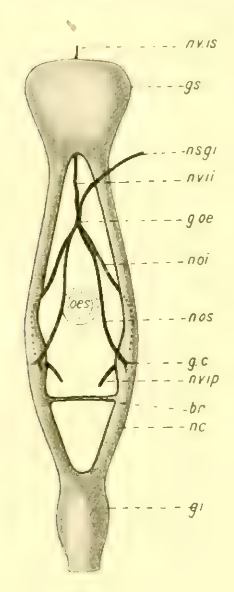


Fig. 7*a*.

Schematische Darstellung des sympathischen Nervensystems, dorsal gesehen. Ober- und Unterschlundganglion und ihre Verbindung, die Schlundcommissuren; ferner das Commissurenganglion und die entspringenden Oesophagusnerven, unterer unpaarer Magennerv, Oesophagusganglion, Nervus stomatogastricus inferior.

Oberer Ösophagusnerv.

(Nervus oesophageus superior, *n.o.s.* Fig. **6**, **7***a* u. *b.*)

Dieser Nerv entspringt auf der oberen Hälfte des Commissurenganglions (Fig. 1, 6, 7*a* u. *b*, *gc.*), wendet sich nach vorne, geht etwas ventral — zwischen den Musculi dilatatores anteriores inferiores oesophagei hindurch — und steigt wieder in die Höhe, um sich mit dem Nervus oseophageus inferior (Fig. 6, 7*a* u. *b*, *n.o.i.*) zu vereinigen. Einige feinere Nervenäste werden von ihm an die Magenwand entsandt, die oft miteinander anastomosieren und dort auf dieser ein feines Nervengeflecht darstellen.

Unterer Ösophagusnerv.

(Nervus oesophageus inferior, *n.o.i.* Fig. **6**, **7***a* u. *b.*)

Auf der entgegengesetzten Seite des Commissurenganglions entspringt zuerst ventral gerichtet der untere Oesophagusnerv (Fig. 6, 7*a* u. *b*, *gc*, *n.o.i.*). Den Musculus dilatator lateralis inferior oesophageus umschlingend, geht er nach vorn, um sich mit dem Nervus oesophagei superior zu vereinigen und um zusammen mit dem unteren unpaaren Magennerven (Nervus ventriculi impar inferior [Fig. 2, 6, 7, *nvii*]) das Oesophagusganglion zu bilden (Fig. 6 u. 7, *g.oe.*). Dieser untere Oesophagusnerv innerviert auch die Musculi dilatatores laterales superiores und inferiores oesophagei, sowie die Musculi dilatatores anteriores

superiores (Fig. 12, *m.oe.as.*) und inferiores oesophagei (*m.oe.ai.*, auf Fig. 12 wegpräpariert); er entsendet ferner feine Nerven in die Oberlippe, wie es MOCQUARD auch beim Hummer festgestellt hat.

Unterer unpaarer Magennerv.

(Nervus ventriculi impar inferior, Fig. [2, 6], 7*a* u. *b*, *n.v.i.i.*)

Der untere unpaare Magennerv ist so stark entwickelt, daß seine Existenz noch nicht bezweifelt worden ist; sein Verlauf ist deutlich zu beobachten; er zieht mitten durch das sehnige Band, das zwischen

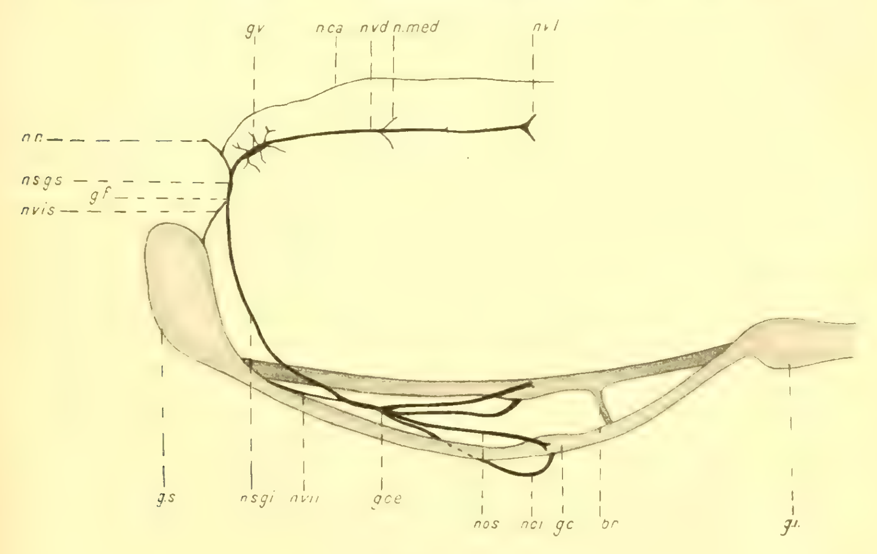


Fig. 7*b*.

Desgleichen von der Seite gesehen. Wie vorher, weiterer Verlauf des Nervus stomato-gastricus inferior um den Magen herum, oberer unpaarer Magennerv, Stirnganglion, Nervus stomato-gastricus superior mit den Seitennerven: dem Rostrumnerv und dem Herznerven; Magenganglion mit den Nerven der oberen Magenwand.

den Schlundcommissuren liegt, und vereinigt sich mit dem oberen und unteren Oesophagusnerven, ohne vorher bemerkenswerte Nerven abgegeben zu haben (Fig. 6, 7*a* u. *b* *n.v.i.i.* und *n.o.s.*, *n.o.i.*).

Diese fünf soeben beschriebenen Nerven ziehen zusammen in das

Ösophagusganglion,

(Ganglion oesophagei, Fig. 1, 6, 7*a* u. *b*, 12, *g.oe*),

von dem der Hauptmagennerv ausgeht. Dieses Ganglion bildet eine ganz schwache Anschwellung, trotzdem es für die Innervation des Magens von großer Bedeutung ist.

Unterer Magennerv.

(Nervus stomato-gastricus inferior, Fig. [6], 7*b*, 12, *n.s.g.i.*)

Von dem Oesophagusganglion (*g.oe.*) wölbt sich nach vorn in der Medianen um den Magen herum der Hauptmagennerv (Nervus stomato-gastricus inferior), der nach allen Seiten feine Nervenäste an die Magenwand abgibt und vom oberen Teile des Oberschlundganglions den oberen unpaaren Magennerven:

Nervus ventriculi impar superior

(Fig. 2, 7*b*, 12 *n.v.i.s.*) empfängt; er ist sehr kurz und zieht direkt von der Oberseite des Ganglion supraoesophageum (*g.s.*) zur Magenwand.

Owsjannikow stellt auf Grund seiner histologischen Untersuchungen den Ursprung eines Nerven am oberen Ende des Oberschlundganglions fest. Er sagt: »Beim Flußkrebs existiert ein unpaarer Nerv, welcher zu der vorderen Spitze des Kopfschildes geht, beim *Palinurus* finden wir an seiner Stelle zwei gesonderte Nerven.«

Diese Angaben über die Innervierung der vorderen Spitze des Kopfschildes stimmt beim Flußkrebs nicht; wir haben es hier sicher mit dem oberen unpaaren Magennerven zu tun, den auch Krieger in seiner Arbeit angegeben hat, und der mit dem Nervus stomato-gastricus inferior zum Ganglion frontale verschmilzt.

Stirnganglion.

(Ganglion frontale, Fig. 7*b*, *g.f.*)

Die Bezeichnung Ganglion frontale (Lemoine) ist nicht identisch mit der früheren Benennung J. Müllers, der das Magenganglion als Ganglion frontale bezeichnet; den Zusammenhang mit dem Gehirn »glaubt« Müller auch schon gefunden zu haben, er schreibt über das Nervensystem der Crustaceen folgendes: »Bei dem Flußkrebse glaube ich ein längliches »Ganglion frontale« bemerkt zu haben, das sich nach aufwärts und abwärts auf dem Magen verzweigt und durch sehr kurze und feine Verbindungen mit dem Gehirn zusammenhängt.« Die Suckowschen Angaben über den Magen- bzw. Herznerven scheinen J. Müller entgangen zu sein.

Dieses Ganglion frontale bildet, wie schon erwähnt, die Vereinigungsstelle des Nervus stomato-gastricus inferior mit dem Nervus ventriculi impar superior (Fig. 7*b* *g.f.*); eine schwache Anschwellung, die nach oben einen Hauptast entsendet — den oberen Magennerven (Nervus stomato-gastricus superior), wie ich diesen Nerven im Gegen-

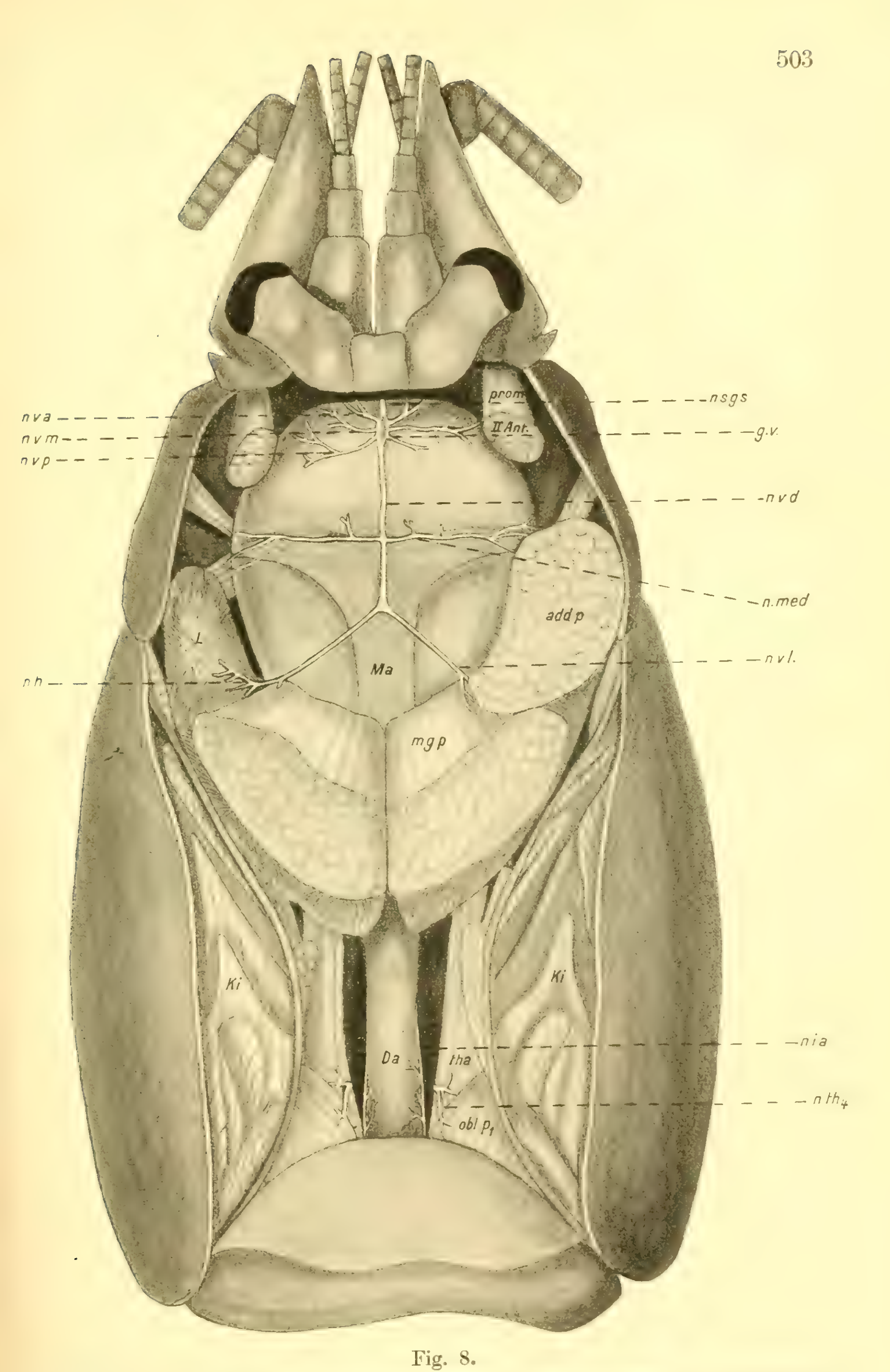


Fig. 8.

Cephalothorax in der Branchiocardialfurche geöffnet. Hypodermis entfernt. Innervation des Magens der Leber; ferner ein Teil der Darminnervierung.

satz zu dem früher erwähnten Nervus stomato-gastricus inferior bezeichnen will. Dieser sehr kurze Nerv gibt nun einen wichtigen Seitenzweig ab — den Herznerven (Nervus cardiacus, *n.ca.* Fig. 7*b*), und schwillt selbst zum Magenganglion an (Fig. 7*b* *n.s.g.s.*; *n.ca.*; *g.v.*).

Magenganglion.

(Ganglion ventriculi superius, Fig. [7*b*], 8, [9, 10] *g.v.*)

Lemoine und Mocquard bezeichnen dieses Ganglion als »ganglion stomato-gastrique«; ich möchte jedoch die von Bronn gebrauchte Bezeichnung — Ganglion ventriculi superius — benutzen, die mehr

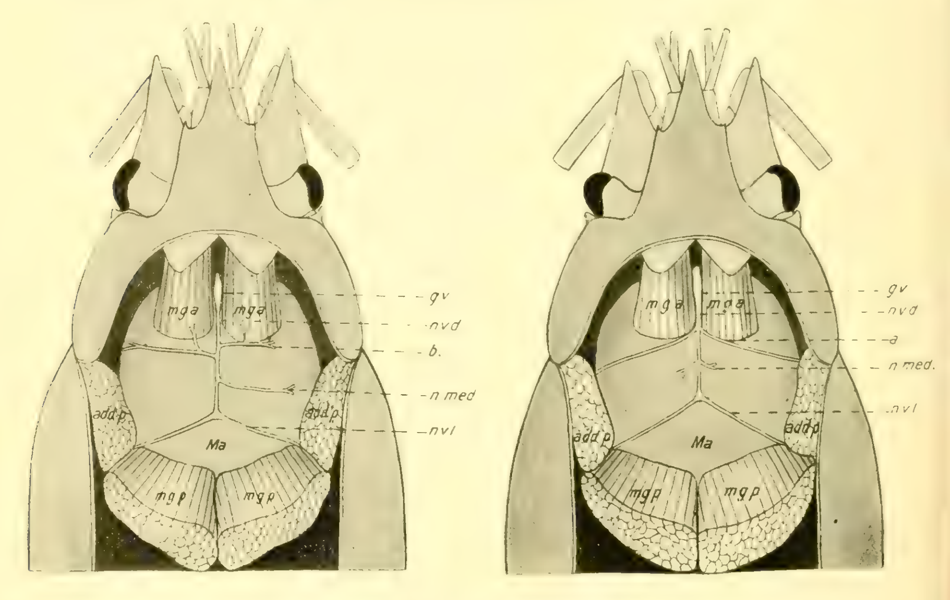


Fig. 9 und 10, schematisiert.
Cephalothorax in gleicher Weise geöffnet. Zeigen die Verschiedenheiten der Mageninnervation.

die Lage des Ganglions charakterisiert und deshalb sich enger den übrigen Benennungen anschließt.

Dieses spindelförmige Ganglion, das zwischen den vorderen Magenmuskeln dicht auf der Magenwand aufliegt, gibt nach den Seiten mehrere Nervenfasern, darunter gewöhnlich drei stärkere Äste ab, die die vordere Magenwand und die vordere Magenmuskulatur innervieren (Fig. 8 *n.v.a.*, *n.v.m.*, *n.v.p.* und Fig. 12 *n.v.m.*, *n.v.p.*).

Der erste Nerv, der das Magenganglion (*g.v.*) verläßt — Nervus ventriculi anterior, *n.v.a.* —, versorgt in der Hauptsache die Magenwand mit Nerven; der zweite etwas stärkere Magennerv — Nervus

ventriculi medius — innerviert die ganze vordere Magenmuskulatur, also die Musculi gastrici anteriores (*m.g.a.*) und die Musculi dilatatores anteriores superiores (*m.g.a.s.*) und anteriores inferiores ventriculi (*m.ga.i.*) und geht ebenfalls weiter auf die Magenwand (Fig. 12 *m.g.a.*,

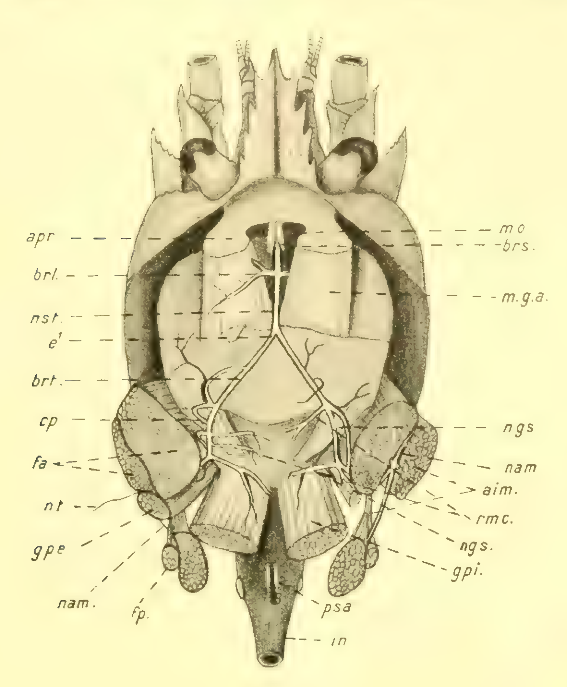


Fig. 11.

Dorsale Muskeln und Nerven des Magens vom Hummer (nach MOCQUARD). Figurenerklärung: *aim*, Musculus adductor internus mandibularis; *fa*, *fp*, seine beiden Muskelbündel, vorderer und hinterer, ein wenig vom Magen entfernt; *apr*, Scheitelfortsatz; *brl*, Seitenzweig des Nervus stomatogastricus (beim Krebs Ganglion ventriculi superius); *brs*, die oberen Äste des muskulösen-sehnigen Apparates; *cp*, Musculus cardio-pyloricus; *gpe*, äußeres Muskelbündel des hinteren Magenmuskels; *gpi*, inneres Muskelbündel des hinteren Magenmuskels (Musculus gastricus posterior); *in*, Darm; *it*, Zwischenraum zwischen dem vorderen Muskelbündel des Musculus adductor internus mandibularis; *mo*, Musculus oculi basalis posterior; *nam*, Nervus musculi adductoris interni mandibularis; *psa*, Musculus dilatator dorsalis pylorici anterior; *nst*, Nervus stomato-gastricus; *e'*, seine Verbreiterung; *brt*, seine Nervenäste; *rmc*, Rameaux destinés à la voûte cardio-pylorique; *ngs*, oberer Zweig des Musculus gastricus posterior; *ngi*, unterer Zweig des Musculus gastricus posterior; *nt*, Seitenzweig zur Hypodermis gehend. Die übrigen mit dem Krebs übereinstimmenden Bezeichnungen sind bei der allgemeinen Erklärung der Abkürzungen am Schluß dieser Arbeit aufgeführt.

m.g.a.s., *m.g.a.i.*; Fig. 8, *n.va.* und *n.v.m.*). Nervus ventriculi posterior (*n.v.p.*), der dritte stärkere vom Magenganglion ausgehende Nerv versorgt die vordere obere Magenwand mit Nerven (Fig. 8 u. 12 *n.v.p.*).

Die weitere Innervierung der oberen Magenwand, insbesondere der mittlere obere Magennerv (Nervus ventriculi medianus dorsalis,

n.med. Fig. 8, 9, 10), zeigt öfters größere Variationen. Zwei solcher Abweichungen sind in den Fig. 9 und 10 festgelegt. Die typische Mageninnervation ist in Fig. 8 dargestellt, sie zeigt große Verschiedenheiten gegenüber der Mageninnervation des Hummers und der andern Decapoden. Schema 9 kommt vielmehr der Verteilung der Nerven auf der Magenoberfläche beim Hummer (Fig. 11 *brl* und *brt* nach Mocquard) gleich; es zeigt den stark reduzierten Nervus ventriculi medianus dorsalis (*n.med.*), während der stark entwickelte Nerv *a* seine Stelle vertritt. Die Innervierung der vorderen Magenmuskeln erfolgt wie vorher durch den Nervus ventriculi medius des Magenganglions. Im Schema 10 ist auf der rechten Magenhälfte der Nervus ventriculi medianus dorsalis noch schwach entwickelt, während er auf der linken Seite ganz fehlt; dagegen ist direkt hinter den vorderen Magenmuskeln jederseits ein Nerv *b* vorhanden, der erstens den Musculus gastricus anterior (*m.g.a.*) innerviert und zweitens die obere Magenwand mit Nerven versorgt; Nervus ventriculi medius versieht ebenfalls von unten her diese Muskeln mit Nerven. Wir haben es hier also mit einer doppelten Innervierung der vorderen Magenmuskeln zu tun.

Vom Ganglion ventriculi superius zieht median nach hinten der Nervus ventriculi dorsalis (Fig. 8 *n.v.d.*), der in der Mitte des Magens den schon erwähnten Nervus ventriculi medianus dorsalis nach beiden Seiten hin abgibt; er versorgt die Magenwand mit Nerven (Fig. 8 *n.med.*). Die hintere Magenmuskulatur wird durch die beiden Nervi ventriculi laterales (Fig. 8 u. 12 *n.v.l.*) versorgt.

Seitlicher Magennerv.

(Nervus ventriculi lateralis, *n.v.l.* Fig. 8 und 12.)

Nach Abgabe des mittleren dorsalen Magennerven (Fig. 8 *n.med.*) zieht der Nervus ventriculi dorsalis noch ein kurzes Stück median nach hinten, um sich alsdann in zwei Äste zu teilen. An seiner Teilungsstelle bildet er eine dreieckige Platte, die aber bei den einzelnen Crustaceen sehr verschieden entwickelt ist, so fehlt sie z. B. beim Hummer gänzlich. Von hier zieht der Nervus ventriculi lateralis (*n.v.l.*) zwischen dem hinteren Magenmuskel (Musculus gastricus posterior, *m.g.p.*) und dem großen Mandibelmuskel (Musculus adductor posterior mandibulae, *add.p.m.* Fig. 8) hindurch nach unten zur hinteren Magenwand und versorgt die zahlreichen hinteren Magenmuskel und die Magenwand mit Nerven.

Vom seitlichen Magennerven geht ein Ast *a* zu dem Musculus

gastricus posterior (*m.g.p.*), die nach vorn ziehenden Nerven *b*, *c* und *d* innervieren die Musculi interiores cardiaci laterales *A*, *B*, *D*, desgleichen die hintere Magenwand, *e* versorgt die Musculi dilatatores dorsales pylorici anteriores und posteriores (*m.p.s.a.*, *m.p.s.p.*), während ein letzter Nerv *f* die einzelnen Teile *H*, *I*, *K*, *L*, *M*, *N* des Musculus pylorici lateralis versorgt; gleichfalls entsendet der Nervus ventriculi lateralis (*n.v.l.*) einen Nervenast zur Hypodermis (Fig. [8] u. **12**, *n.v.l.*, *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*). Eine Innervierung des Mandibelmuskel durch diesen Nerven, wie sie OWSJANNIKOW angibt, findet nicht statt.

Vom seitlichen Magennerven zweigt auch ein Ast:

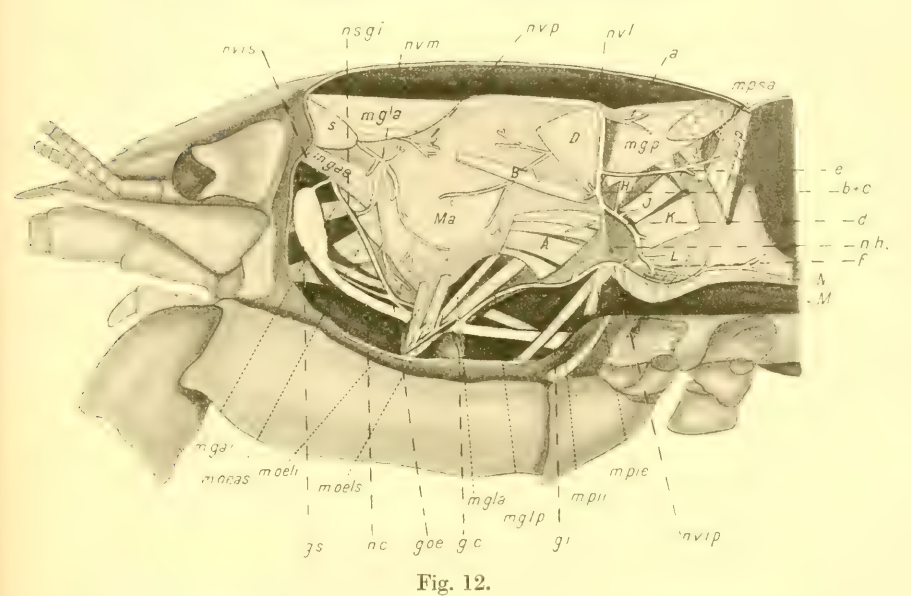


Fig. 12.

Krebs lateral geöffnet. Seitliche Magenansicht; zeigt die seitlichen Magennerven, sowie das Ober- und Unterschlundganglion.

Der Lebernerv

(Nervus hepaticus, *n.h.* Fig. 8 und 12)

zur Leber ab.

SCHLEMM hat diesen Nerven bei seinen Untersuchungen auch gefunden und sagt: . . . »denique nervus fit hepaticus. Qui nervus sub pyloro adhaeret adductum biliferum, in duos dividitur ramulos atque per hepar extenditur.« Den weiteren Verlauf der Nerven in der Leber selbst habe ich nicht mehr festgestellt, da sich der Nerv nach seinem Eintritt in die Leber sofort teilt und reich verzweigt.

Hinterer Magennerv.

(Nervus ventriculi inferior-posterior, *n.v.i.p.* Fig. 6, 7*a* und 12.)

Eine zweite Innervation des Magens findet durch zwei an die hintere, untere Magenwand gehende Nerven statt; sie nehmen ebenfalls ihren Ursprung im Commissurenganglion, sind aber nicht so stark wie die oben erwähnten Nervi oesophagei inferiores und superiores und sind auch lange nicht von so großer Bedeutung. Zunächst vereinigen sie sich an der Unterseite des Magens und gehen dann reich verzweigt wieder auseinander, um den hinteren Magenabschnitt und noch den Mitteldarm zu innervieren, von ihnen werden auch die Musculi dilatatores laterales anteriores und posteriores ventriculi (*m.g.l.a.* und *p.* Fig. 12), sowie die Musculi dilatatores pylorici inferiores interiores und exteriores (*m.p.i.i.* und *m.p.i.e.*) versorgt (Fig. 12, *n.v.i.p.*).

Innervierung des Darmes.

Hieran anschießend sei gleich die Darminnervation besprochen, die vom Schwanzganglion aus erfolgt. Es steigt vom Ganglion postabdominale (*g.p.* Fig. 1, **13**, [26]) ein Nerv fast senkrecht in die Höhe und teilt sich in drei Äste, von denen zwei nach vorn an den Darm ziehen und ihn seitlich rechts und links bis zum Mitteldarm begleiten:

ervi intestinales anteriores.

(Fig. [8] und **13** *nia.*)

Der dritte unpaare Ast zieht nach hinten und liegt auf der Unterseite des Darmes:

Nervus intestinalis posterior.

(Fig. 13, *nip.*)

Krohn war der erste, der das Eingeweidenervensystem der decapoden Krebse als aus zwei Abschnitten, einem vorderen (»Magennervengeflecht«) und einem hinteren, den Hinterdarm innervierenden, bestehend, richtig beschrieben hat. Lemoine kam, ohne die Resultate Krohns zu kennen, zu demselben Ergebnis.

Diese Darmnerven entsenden nach allen Seiten feine Nervenfasern, die die Darmwand reich innervieren und auf derselben vielfach ein Geflecht bilden. Eine Innervierung der Leber und der Geschlechtsorgane durch die Nervi intestinales anteriores geschieht nicht. Die Innervierung der Leber ist schon erwähnt worden, die Geschlechtsorgane werden vom dritten, bzw. fünften Thoracalganglion

innerviert und werden bei den thoracalen Ganglien besprochen werden.

Herznerv.

(Nervus cardiacus, *n.ca.* Fig. 7*b* und 14.)

Dieser Nerv wurde von LEMOINE entdeckt und nimmt seinen Ursprung, wie schon gesagt, aus dem Nervus stomato-gastricus superior (Fig. 7*b* *n.s.g.s.*; *n.ca.*).

SUCKOW beschreibt zwar auch schon einen Herznerven, der direkt vom Gehirn über den Magen zum Herzen gehen soll; wahrscheinlich hat er aber bei seinen Untersuchungen den stärkeren Magennerven gesehen, denn es ist nicht gut denkbar, daß SUCKOW diesen feinen Herznerven gefunden und den viel stärkeren und leichter auffindbaren Magennerven übersehen hat.

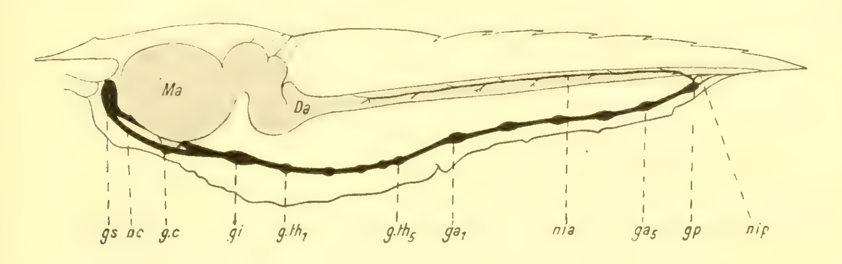


Fig. 13, Schema.

Übersicht über das centrale Nervensystem von der Seite gesehen. Innervation des Darmes; die Ganglien des Cephalothorax und des Abdomens.

LEMOINE glaubt, daß dieser Nerv an der Unterseite des medianen Blutgefäßes entlang zieht und aus dem Magenganglion entspringt. Diesen Befund konnte ich aber nicht bestätigen.

DOGIELS Schilderung über den Ursprung des Herznerven aus dem Unterschlundganglion ist falsch und unklar, es erübrigt sich, näher auf diese Arbeit einzugehen; desgleichen ist die Angabe ROUCHS nicht richtig, wonach der Herznerv vom ersten Thoracalganglion ausgehen soll.

MOCQUARD hat die wahre Lage des Nervus cardiacus auf dem medianen Blutgefäß festgestellt; nach seinen Untersuchungen kommt jedoch dieser Nerv direkt vom Gehirn und nimmt nicht aus dem Nervus stomato-gastricus superior seinen Ursprung. Es war mir aus technischen Schwierigkeiten nicht möglich, diesen Befund MOCQUARDS an der Languste nachzuprüfen. Auf jeden Fall konnte ich beim Fluß-

krebs feststellen, daß der Herznerv aus dem Nervus stomato-gastricus superior entspringt und zwar, wie es aus Schema 7*b* zu entnehmen ist, eine kurze Strecke hinter dem Ganglion frontale. Ich muß mich zwar der Ansicht MOCQUARDS anschließen, der sagt: »Le système nerveux stomato-gastrique est disposé, dans ses traits essentiels, d'une manière tellement uniforme chez les Décapodes supérieurs, qu'il n'est guère possible d'admettre qu'un rameau nerveux aussi important que celui dont il est ici question, naisse tantôt du nerf stomato-gastrique, tantôt des ganglions cérebroïdes.«

MOCQUARD konnte den Ursprung des Herznerven beim Flußkrebs nicht finden, »je n'ai pu suivre, chez l'Écrevisse, le nerf cardiaque jusqu'à son origine«.

Der Herznerv entspringt bei *Astacus fluviatilis*, ebenso wie beim Hummer, aus dem Nervus stomato-gastricus superior (Fig. 7*b* *n.ca.*). MOCQUARD hat diesen Nerven auch beim Hummer angegeben (vgl. Fig. 229 *fl.*); nur bei der Languste (*Palinurus vulgaris*) soll der »nerf cérébro-cardiaque« direkt aus dem Gehirn entspringen (vgl. Bull. Soc-Philomat. 1912, Fig. 1).

POLICE hat den Nervus cardiacus bei *Astacus pallipes*, *Galathea strigosa* und *Scyllarus latus* untersucht und fand den Ursprung dieses Nerven im Magenganglion selbst: »Il settimo nervo (Fig. 12, 13 *nam*) parte dalla faccia superiore del ganglio e si adatta posteriormente, là dove si continua col nervo impari, lungo la faccia inferiore dell' arteria oftalmica.«

Diese letzte Angabe habe ich schon bei Besprechung der Arbeit von LEMOINE für *Astacus fluviatilis* widerlegt und kann nur noch einmal auf die Arbeit von MOCQUARD verweisen, der den Herznerven auf der Oberseite des medianen Blutgefäßes beschreibt.

Auf Grund meiner morphologischen Arbeit kann ich natürlich nicht behaupten, daß die Nervenfasern des Nervus cardiacus (*n.ca.* Fig. 7*b*) nun direkt in dem Nervus stomato-gastricus superior (*n.s.g.s.* Fig. 7*b*) ihren Ursprung nehmen, sondern es wäre möglich, daß der Nervus ventriculi impar superior (*n.v.i.s.* Fig. 7*b*) seine Nervenfasern weiter in den Nervus stomato-gastricus superior (*n.s.g.s.* Fig. 7*b*) leitete, und daß diese wiederum ihre Fortsetzung im Nervus cardiacus (*n.ca.* Fig. 7*b*) fänden; dies nachzuweisen ist aber Aufgabe einer histologischen Untersuchung.

Ins Rostrum geht vom Herznerven ein feiner Rostrumnerv — Nervus rostralis —, der sich über dem medianen rostralen Blutgefäß

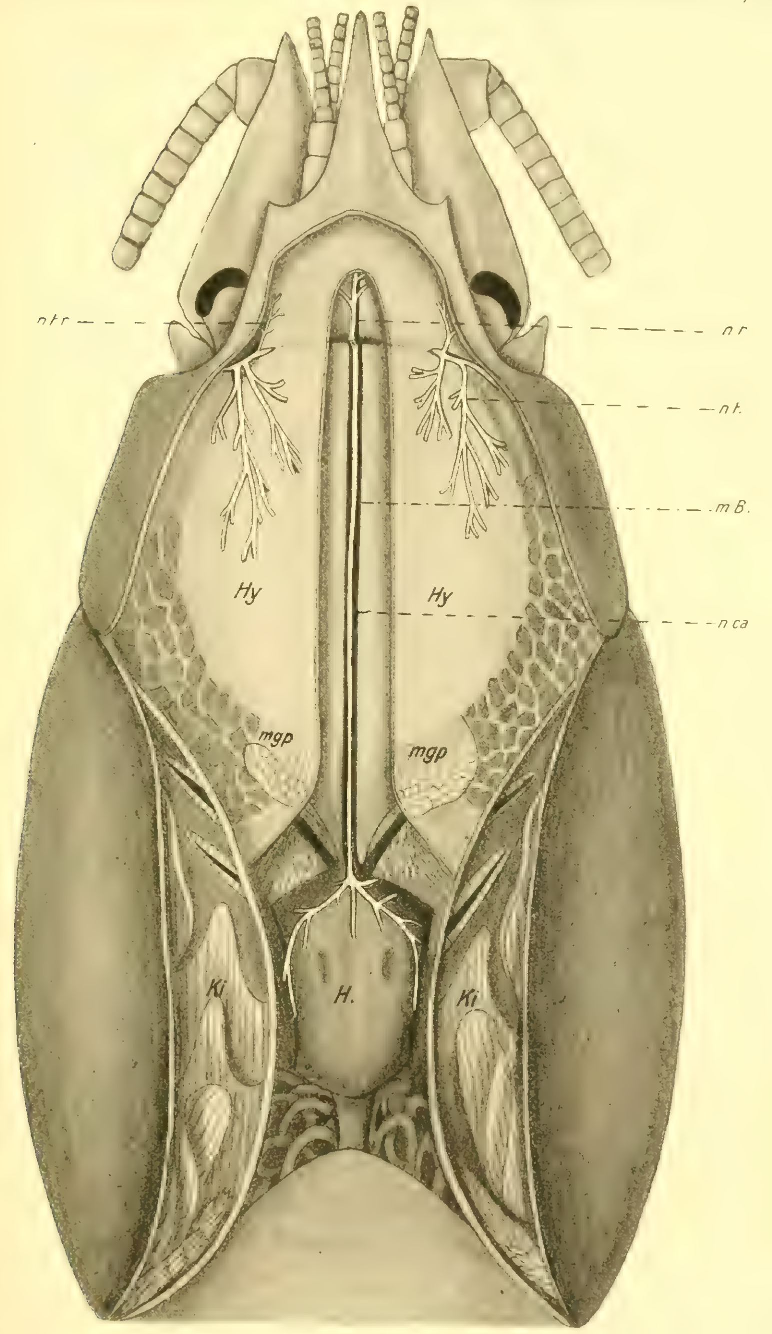


Fig. 14.
Innervation der Hypodermis durch den Hautnerven. Median ist die Hypodermis entfernt und die Herz- und Blutgefäßinnervierung dargestellt; Rostrumnerv.

reich verzweigt. Der Herznerv selbst geht ohne Verzweigung bis zum Herzen; dort verzweigt er sich in drei Hauptäste, die das Herz reichlich mit Nerven versehen (s. Fig. 14 *n.ca.*, *n.r.*).

Rostrumnerv.

(Nervus rostralis, Fig. 14, *n.r.*)

Der Ursprung des Rostrumnerven wurde bei Besprechung des Herznerven erwähnt — ein äußerst feiner Nerv, der median über dem Blutgefäß zur Spitze zieht. Außerdem wird das Rostrum vom Hautnerven (Nervus tegumentarius, *n.t.*) aus durch einen sehr feinen Nervenast (*n.t.r.*) auf jeder Seite innerviert.

Innervierung der Hypodermis des Cephalothorax.

(Fig. 14.)

Die Beobachtung der Hautnerven wird durch eingelagertes Pigment oft beeinträchtigt und erst nachdem der Farbstoff durch Alkohol ausgezogen worden ist, treten diese Nerven deutlicher hervor. Vom Hautnerv (Nervus tegumentarius, *n.t.* Fig. 2) sehen wir zwei mittelstarke Nerven zur Hypodermis gehen und von den Scheitelfortsätzen nach hinten ziehen (Fig. 14 *n.t.*). Diese Nerven, die wieder sehr vielen Variationen unterworfen sind, überspannen mit einem feinen Nervengeflecht die Hypodermis des Cephalothorax.

Äußerer Mandibelnerv.

(Nervus mandibularis exterior, Fig. 16*a*, *n.me.*)

Nachdem nunmehr das sympathische Nervensystem besprochen worden ist, müssen wir zur Betrachtung der Schlundcommissuren zurückkehren, die nicht nur eine Versorgungsstelle für das sympathische Nervensystem bilden, sondern die auch einen Nerven für die äußere Mandibelmuskulatur liefern (Fig. 16*a*, *n.me*). Milne-Edwards beschreibt schon diesen Nerven, und zwar stützt er sich auf eine frühere Angabe Cuviers; diesen Befund konnte ich bestätigen.

Der Nervus mandibularis exterior (*n.me.*) zieht zwischen dem Musculus abductor mandibularis (*abd.ma.*) und dem Musculus adductor *a* (*add.a*) lateral und teilt sich in die Äste (a_1 und b_1), die den Musculus adductor lateralis (*add.l.*) und den abductor minor (*abd.mi.*) innervieren. Die innere Mandibelmuskulatur wird vom Unterschlundganglion aus mit Nerven versorgt (siehe Unterschlundganglion).

Eine Erklärung für diese eigenartige Erscheinung der verschiedenen Innervierung der Mandibelmuskulatur zu geben, ist mir nicht

möglich; vielleicht kann auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten diese Tatsache geklärt werden. Bei ALLEN, der die Jugendstadien des Hummers untersucht hat, ist nichts, was diesen Punkt betrifft, erwähnt. Vielleicht kommen die Nervenfasern des äußeren Mandibelnerven auch aus dem Unterschlundganglion; histologische Untersuchungen werden diese Frage lösen können.

Unterschlundganglion.

(Ganglion infraoesophageum, Fig. [1, 6, 7*a* u. *b*, 12, 13], **15***a*, [17—21] *g.i.*)

Das Unterschlundganglion (*gi*), das wohl bei der Präparation die meisten Schwierigkeiten bietet, da es unter dem Kopfapodem liegt, ist durch Verschmelzung von mehreren Ganglien hervorgegangen. Was nun diese interessanten Verschmelzungen betrifft, so sei hier einige Literatur angeführt, die Näheres darüber angibt.

MILNE-EDWARDS sagt zuerst etwas über diese Centralisation des Nervensystems aus; diese findet nicht nur im transversalen, sondern auch im longitudinalen Sinne statt (. . . dans le sens transversal; mais qu'elle se fait aussi suivant la longueur de l'animal).

BOUVIER spricht über verschiedene Decapoden und sagt bei den »Astacidés« folgendes über die Verschmelzung des Nervensystems: »Leur système nerveux présente une concentration remarquablement plus faible dans le sens transversal, et la concentration dans le sens longitudinal est égale ou plus faible — que chez les Palinuridés . . . . Chez les Décapodes, la concentration du système nerveux dans le sens transversal va en diminuant, à mesure qu'on se rapproche des Brachyures.«

Es sei hier ferner KRIEGERS Arbeit erwähnt, der auf Grund seiner histologischen Befunde zuerst das Unterschlundganglion in zwei getrennte Ganglien zerlegen wollte, später aber davon abgekommen ist, und sechs Abteilungen des Unterschlundganglions unterscheidet. Seine Einteilung begründet er folgendermaßen: »Gegen die Bezeichnung dieser letzten Abteilung als erstes Thoracalganglion und ihre Trennung von den vorhergehenden Abteilungen spricht aber der Umstand, daß sie ihrer Funktion nach — es geht aus ihr der Nerv für den letzten Kieferfuß hervor — zu der vierten und fünften Abteilung gehört, welche die beiden ersten Kieferfüße mit Nerven versorgen. Ich ziehe es daher jetzt vor, auch die sechste Abteilung mit zu dem Unterschlundganglion zu rechnen, besonders auch mit deshalb, weil die Bezeichnung »unteres Schlundganglion« einmal für den ganzen Knoten gebräuchlich ist.« Dieser Auffassung KRIEGERS schließe ich

mich an, da aus den morphologischen Befunden keine Entscheidung in dieser Frage gefällt werden kann.

Daher kommen wir sofort zur Untersuchung des Unterschlundganglions selbst, aus dem zwölf Nerven hervorgehen (Fig. 15*a*). KRIEGER stellte auf Grund seiner histologischen Arbeit fest, daß vier obere und sechs untere Nerven abgehen; zu diesen unteren Nerven kommen aber noch zwei Nerven hinzu, die bisher noch nicht angegeben worden sind. Es handelt sich um zwei Nerven, die dicht unter den Schlundcommissuren nach vorne verlaufen und deshalb wohl der Beobachtung entgangen sind, sie innervieren die grüne Drüse und verteilen sich im Bindegewebe des Kopfes, die Funktion dieser sehr feinen Nerven ist mir nicht weiter bekannt. Die Beschreibung des Verlaufs dieser vom Unterschlundganglion abgehenden Nerven ist von KRIEGER zum Teil falsch angegeben worden.

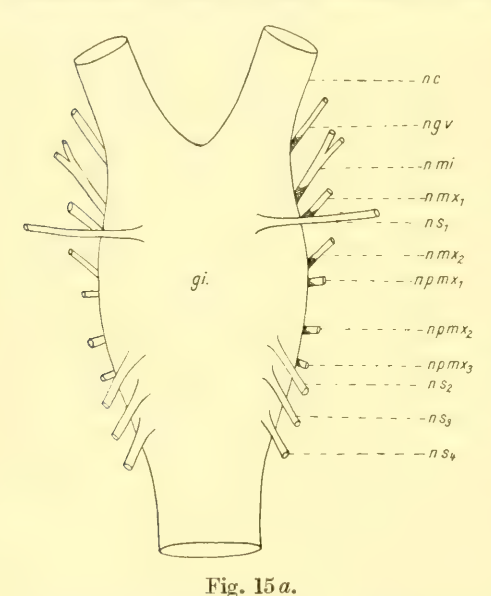


Fig. 15*a*.
Schema. Das Unterschlundganglion. Übersicht über die 7 unteren und 4 oberen vom Unterschlundganglion ausgehenden Nerven.

MILNE-EDWARDS beschreibt ebenfalls nur zehn Paar Nerven des Unterschlundganglions, und zwar gibt er als zweites Nervenpaar Nerven an, die an das Gehörorgan ziehen sollen; er scheint hiermit die Nervi glandulae viridis (*n.g.v.*) zu meinen, die noch weiter nach vorn ziehen, aber nicht bis in die erste Antenne gehen.

Nach dem verschiedenen Ursprung der vom Unterschlundganglion ausgehenden Nerven wollen wir diese Nerven auch getrennt betrachten und uns zunächst den unteren Nerven dieses Ganglions zuwenden.

Nervi inferiores.

1. Nerv der grünen Drüse.

(Nervus glandulae viridis, Fig. 1, 15*b*, *n.g.v.*)

Die beiden verschiedenen Innervierungsarten der grünen Drüse und der Harnblase sind schon bei Besprechung des Hautnerven er-

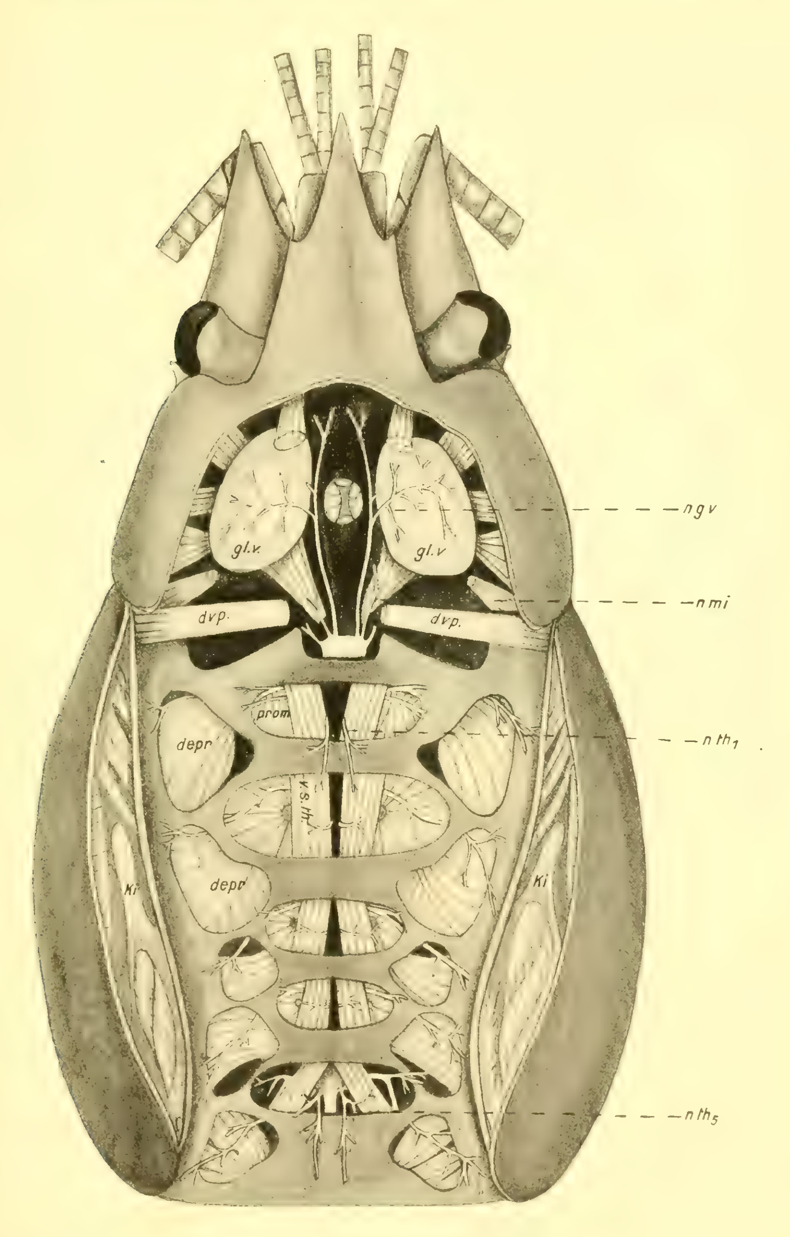


Fig. 15*b*.

Cephalothorax in der Branchiocardialfurche geöffnet, die thoracale Muskulatur entfernt, desgleichen das Harnsäckchen und das Oberschlundganglion mit den Schlundcommissuren abpräpariert. Zeigt die Verteilung der Nerven im Kopf, im Thorax, ferner die segmentalen Thoraxnerven und die Innervierung der grünen Drüse.

wähnt worden; hier soll nur noch der Verlauf der Nerven selbst besprochen werden.

Vom Hautnerv (Fig. 2 *n.t.*) zieht mitten unter der grünen Drüse ein Nerv nach hinten und schlingt sich um dieselbe herum dorsal; er innerviert die Harnblase, die über der grünen Drüse liegt (Fig. 6 *n.v.*).

Die grüne Drüse selbst wird durch den Nervus glandulae viridis innerviert. Dieser Nerv, der unter den Schlundcommissuren seitlich

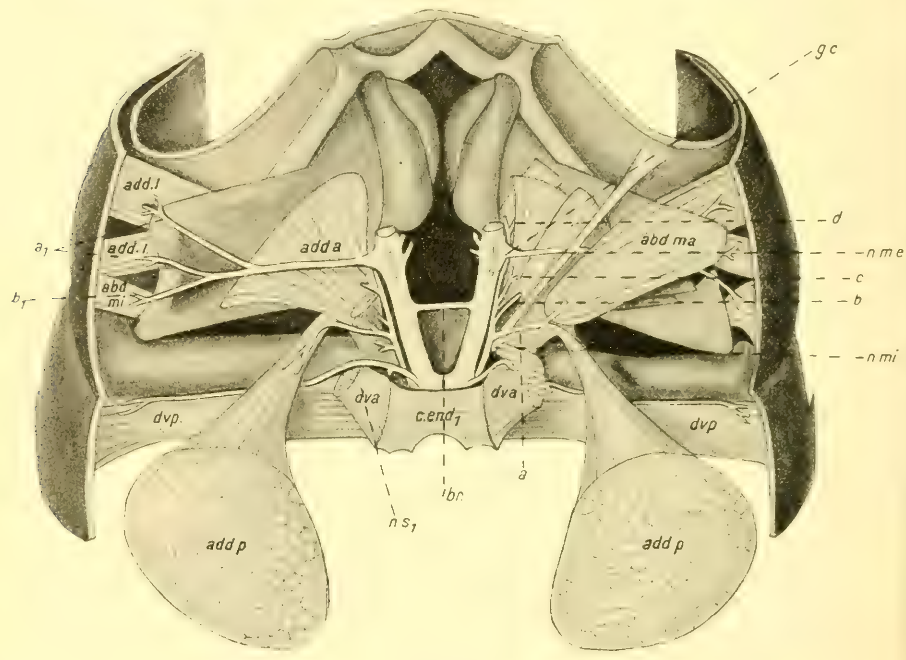


Fig. 16*a*.

Mandibelinnervation. Zeigt den äußeren und inneren Mandibelnerv, sowie den ersten oberen Nerv des Unterschlundganglions. *abd ma*, Musculus abductor mandibularis; *abd mi*, Musculus abductor minor. Die Öffnung zwischen den beiden Mandibeln ist hier dunkel gehalten, um das Nervensystem besonders die Brücke (*br*) vom Untergrund besser abheben zu können.

nach vorne zieht, verteilt sich, nach Innervierung der grünen Drüse, über die er reich verzweigt hinzieht, im Bindegewebe des Kopfes (Fig. 15*b* *n.g.v.*).

Die Angaben Marchals, der eingehend die grüne Drüse behandelt hat, daß eine Innervation vom Antennennerven, eine zweite vom Gehirn selbst stattfände, sind nicht richtig. Wahrscheinlich hat der betreffende Autor bei seiner Beobachtung den Hautnerven mit dem zweiten Antennennerven verwechselt.

2. Innerer Mandibelnerv.

(Nervus mandibularis interior, Fig. [15*a*], **16***a* u. *b*, *n.mi.*)

Die Innervierung der äußeren Mandibelmuskulatur von den Schlundcommissuren aus wurde schon besprochen; es ist jetzt der vom Unterschlundganglion ausgehende Nervus mandibularis interior (Fig. 16*a*, *n.mi.*) zu untersuchen.

Der innere Mandibelnerv entspringt dicht neben den Schlundcommissuren unter dem Nervus superior primus (siehe Fig. 15*a* $n.s._1$) und zieht nach vorne in die innere Muskulatur der Mandibel. Er teilt sich in vier Hauptäste, von denen der erste *a* zum Musculus adductor posterior (*add.p.*) und zum Musculus abductor mandibularis (*abd.ma.*) geht (Fig. 16*a*, *n.mi.*, *a*); nach vorn ziehen zwei weitere Äste *b* und *c* zu dem Musculus adductor anterior (*add.a.*), während der vierte Ast *d* die Unterlippe innerviert (Fig. 16*a*; *b*, *c*, *d*). Der Nervus mandibularis interior *d* verläuft bis in den Taster der Mandibel und innerviert die Musculi flexores. Eine weitere Untersuchung der feinsten Verzweigungen in der Unterlippe wurde nicht vorgenommen.

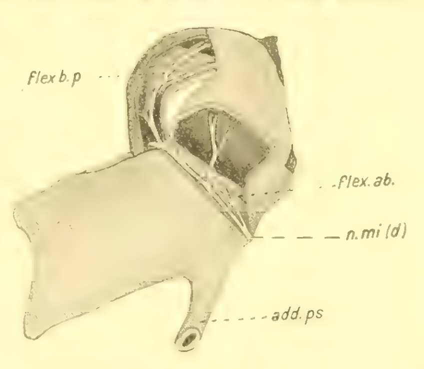


Fig. 16*b*.
Mandibel weiter aufpräpariert.

3. Nerv der ersten Maxille.

(Nervus maxillaris anterior, Fig. [15*a*], **17**, $n.m.x_1$.)

Als dritter unterer Nerv verläßt der Nerv der ersten Maxille das Unterschlundganglion; er zieht unter dem Musculus dorso-ventralis anterior (*d.v.a.*) nach vorn und verläuft über dem Musculus levator (*lev.*) in den gegliederten Endopoditen der ersten Maxille. Entsprechend der reichen Muskulatur ist die erste Maxille mit vielen Nerven versehen, die sich schließlich in dem Coxo-, Basi- und Endopoditen stark verzweigen und sich in die einzelnen Sinnesborsten begeben (Fig. 17).

Ein erster Nerv *a* teilt sich in zwei Nebenäste, von denen der eine den Musculus abductor coxopoditis (*abd.c.*) und den Musculus promotor (*prom.*) innerviert, der andre die Musculi remotores *a* und *b* (*rem. a* u. *b*) versorgt, ferner werden von ihm zahlreiche Äste in das

Bindegewebe abgegeben. Weiter innerviert auf der gegenüberliegenden Seite des Endopoditnerven ein Ast *b* den Musculus adductor lateralis und medialis coxopoditis (*add.l.c.* und *add.me.*); der dritte abgehende Nerv *c* versorgt den Musculus levator (*lev.*) und depressor (*depr.*) mit Nerven; ein schwacher Nerv *d* ist noch zu erwähnen, der in das Coxopodit geht — Nervus coxopoditis, desgleichen seien nach ihrem weiteren Verlauf diese andern Nerven als Nervus basipoditis (Fig. 17, *n.ba.*) und Nervus endopoditis (Fig. 17, $n.mx_1$ *endo.*) bezeichnet. Der Nervus endopoditis innerviert noch einen stärkeren Muskel,

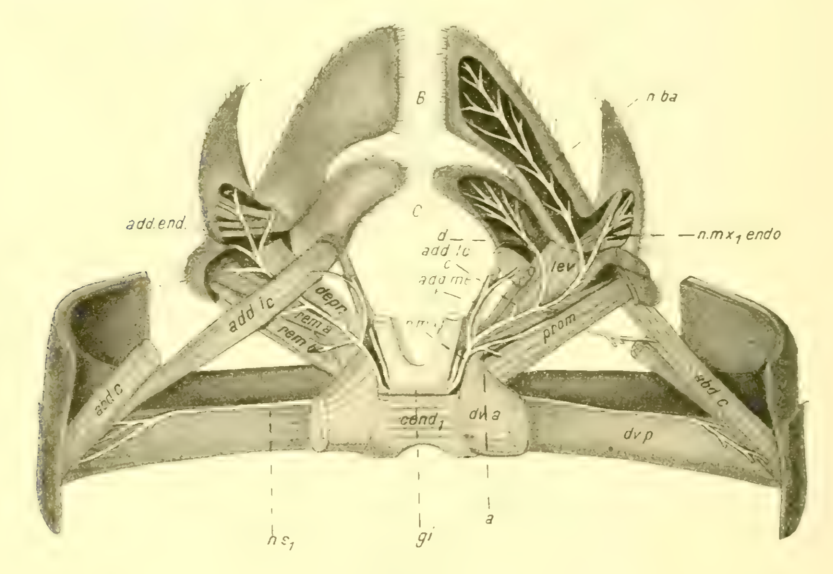


Fig. 17.

Erste Maxille dorsal aufpräpariert; zeigt den vorderen Teil des Unterschlundganglions mit dem ersten Maxillarnerven.

den Musculus adductor endopoditis (*add.end.*). Die drei letztgenannten Nerven verzweigen sich reich in den einzelnen Gliedern der ersten Maxille (Fig. 17 *c*, *d*, $n.mx_1$ *endo.*).

4. Nerv der zweiten Maxille.

(Nervus maxillaris posterior, Fig. [15*a*], **18**, $n.m.x_2$.)

Die Innervierung der zweiten Maxille geschieht durch den vierten unteren Nerven des Unterschlundganglions. Vom Ganglion infraoesophageum (*g.i.*) zieht dieser Nerv nach der medianen Insertionsstelle des Musculus respiratorius *b* (*rb*); dort verzweigt er sich den-

dritisch in vier Hauptäste *a, b, c, d* (Fig. 18), von denen der Ast *a* sich teilt und Coxo-, Basi- und Endopodit innerviert, so daß wir hier analog der ersten Maxille wieder den Nervus coxopoditis, basipoditis und endopoditis erkennen; seitlich werden von ihnen feinere Nervenäste in das Bindegewebe abgegeben, die sich dort diffus verteilen. Der Nervus endopoditis innerviert wieder den Musculus adductor endopoditis (Fig. 18, *add.end.*).

Der etwas dünnere Ast *b* versorgt den Musculus adductor coxopoditis (*add.c.*), den Musculus respiratorius *e* (*re.*) und geht weiter

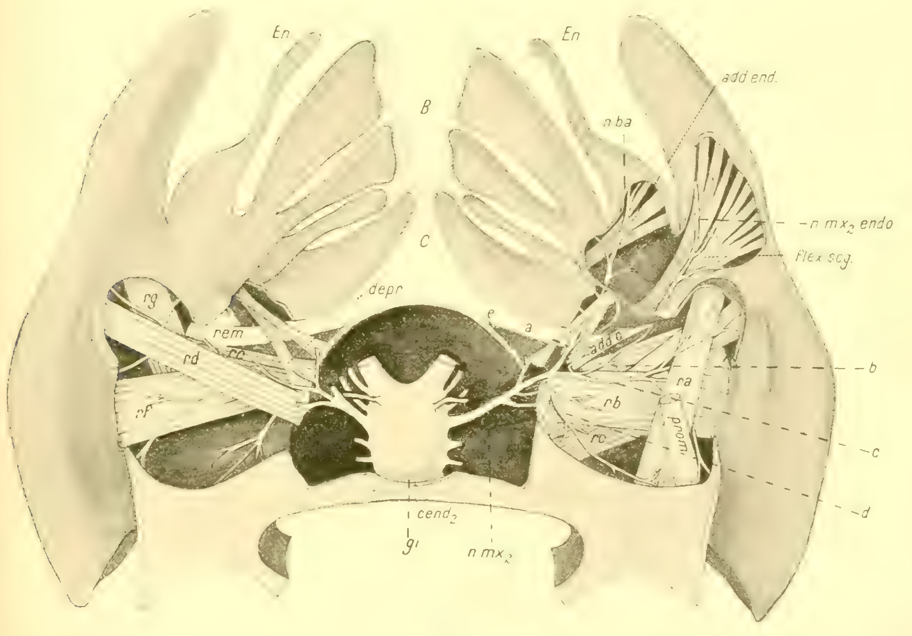


Fig. 18.
Innervation der zweiten Maxille; dorsal geöffnet.

ins Scaphognathit, wo er den Musculus flexor scaphognathitis (*flex. scg.*) versorgt. Der stärkste dieser Nerven *c* innerviert das Scaphognathit und von den sieben Muskeln, die zur Atemfunktion dienen, die Musculi respiratorii *a, d, f, g* (*ra, rd, rf* u. *rg*) und den Musculus promotor (*prom.*) und remotor (*rem.*). Die Musculi respiratorii *b* und *c* (*rb* u. *rc*) werden vom letzten Nervenast *d* versorgt. Die Depressoren (Musculi depressores, *depr.*) werden von einem besonderen Nerven *e* innerviert (Fig. 18 *a, b, c, d, e*), jedoch sind auch hier wieder Abweichungen festzustellen.

Während die Extremitäten des Kopfes, entsprechend ihrer verschiedenen funktionellen Ausgestaltung, sich nicht auf einen gemeinsamen Grundplan zurückführen lassen, ist bei den folgenden Extre-

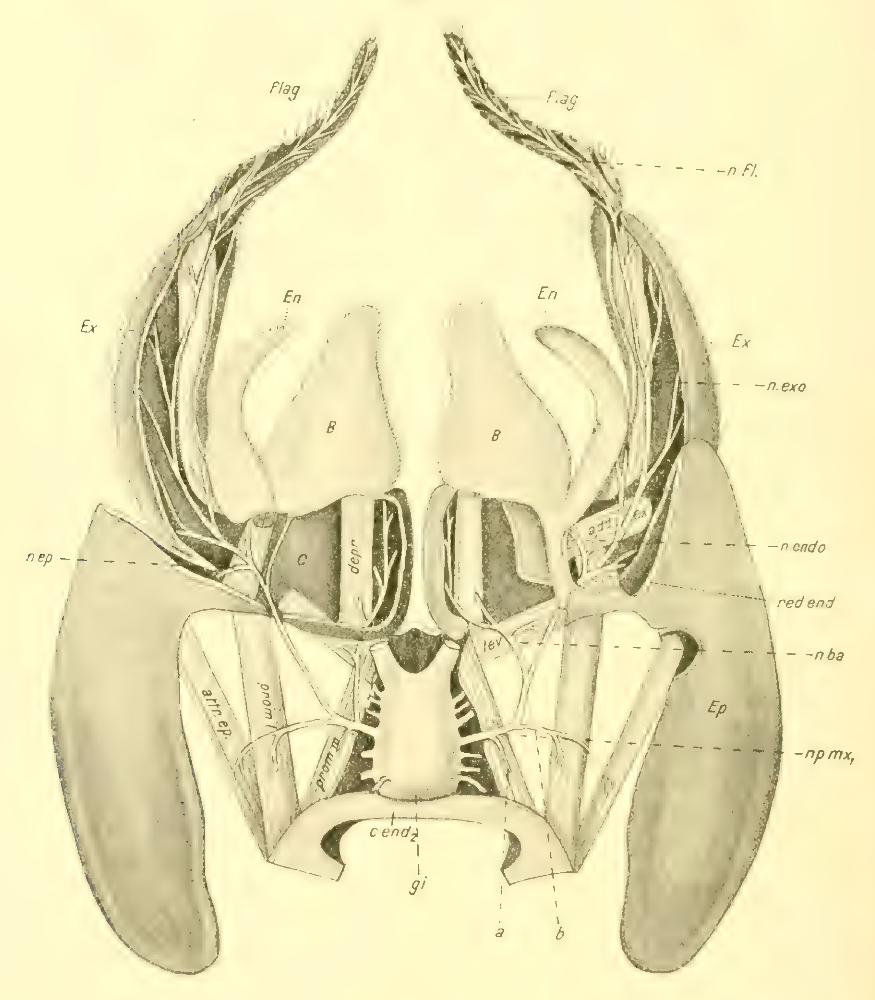


Fig. 19.
Erster Kieferfuß; zeigt die Innervierung vom Unterschlundganglion aus.

mitäten ein gemeinsamer Bauplan zu erkennen; allerdings macht hiervon der erste Kieferfuß noch eine Ausnahme. Den Typus der thoracalen Extremitäteninnervierung stellt Fig. 22 und 22*a* dar, die das zweite Gehfußpaar veranschaulichen.

5. Nerv des ersten Kieferfußes.

(Nervus pedis maxillaris primus, Fig. [15*a*], 19, *n.p.m.x*$_1$.)

Die nun folgenden drei unteren Nerven des Unterschlundganglions sind für die Innervation der Kieferfüße bestimmt. Der Nerv des ersten Kieferfußes zieht über den Musculus promotor medialis (*prom.m.*) zum Endopodit, lateral gibt er einen Ast (Nervus basipoditis, Fig. 19, *n.ba.*) zum Basipoditen ab, der den Musculus levator (*lev.*) und depressor (*depr.*) innerviert und dann im Bindegewebe des Basipoditen sich reichlich verzweigt. Der Hauptnerv zieht über den Musculus reductor endopoditis (*red.end.*) und adductor exopoditis (*add. ex.*) hin, innerviert diese und sendet weitere Nerven in den Exo- und Endopodit (Nervus exopoditis und endopoditis, Fig. 19, *n.exo.* und *n.endo.*). Von diesen letzteren verzweigt sich der Nervus exopoditis sehr reich, innerviert den Musculus abductor flagellae (*abd.fl.*) und versorgt die Sinnesborsten des Flagellums (Nervus flagellae, *n.fl.* Fig. 19). Die Musculi attractores epipoditis (*attr.ep.*) und promotores mediales (*prom.m.*) und laterales (*prom.l.*) werden von zwei seitlichen Nerven *a* und *b* des ersten Kieferfußnerven versorgt; desgleichen geht über dem Musculus reductor endopoditis (*red.end.*) ein Nervenast *n.ep.* in den Epipodit (Nervus epipoditis, Fig. 19 *n.ep.*).

6. Nerv des zweiten Kieferfußes.

(Nervus pedis maxillaris secundus, Fig. [15*a*], 20, *n.p.m.x*$_2$.)

Hinter dem Nervus pedis maxillaris primus entspringt der zweite Kieferfußnerv. Er zieht zwischen dem Musculus levator *a* (*lev. a*), dem promotor (*prom.*) und dem remotor (*rem.*) einerseits und dem Musculus depressor *a* (*depr. a*) anderseits hindurch, entsendet dorsal den Ast *a* zum Musculus promotor (*prom.*), den Ast *b*, der sich teilt, zum Musculus levator *a* (*lev.a*) und remotor (*rem.*). Der Hauptnerv zieht weiter in den Exopoditen (Nervus exopoditis, Fig. 20 *n.exo.*), seitwärts gibt er zunächst den Nervus podobranchialis (*n.po.*) ab, der in den unteren Teil der Podobranchie einmündet und seinerseits wieder den Musculus depressor *b* (*depr. b*) mit Nerven versorgt. Der Nervus flagellae (*n.fl.*) verhält sich analog dem Nerven in dem Flagellum des ersten Kieferfußes, er zieht über den Musculus abductor flagellae (*abd.fl.*) nach vorn, innerviert diesen und entsendet viele feine Nervenäste in die Sinnesborsten. Ein zweiter Hauptnerv zieht über den Musculus productor$_2$ (*prod.*$_2$), den Musculus adductor$_3$ (*add.*$_3$) usw. in den Dactylopodit, indem er jedes einzelne Glied mit Nerven ver-

sorgt und an jeden Muskel (Musculus adductor$_3$ (*add.*$_3$), abductor$_3$ (*abd.*$_3$), productor$_4$ (*prod.*$_4$), productor$_5$ (*prod.*$_5$) einen Nerven abgibt. Im Dactylopodit verläuft der Nerv fein verteilt in die Sinnesorgane.

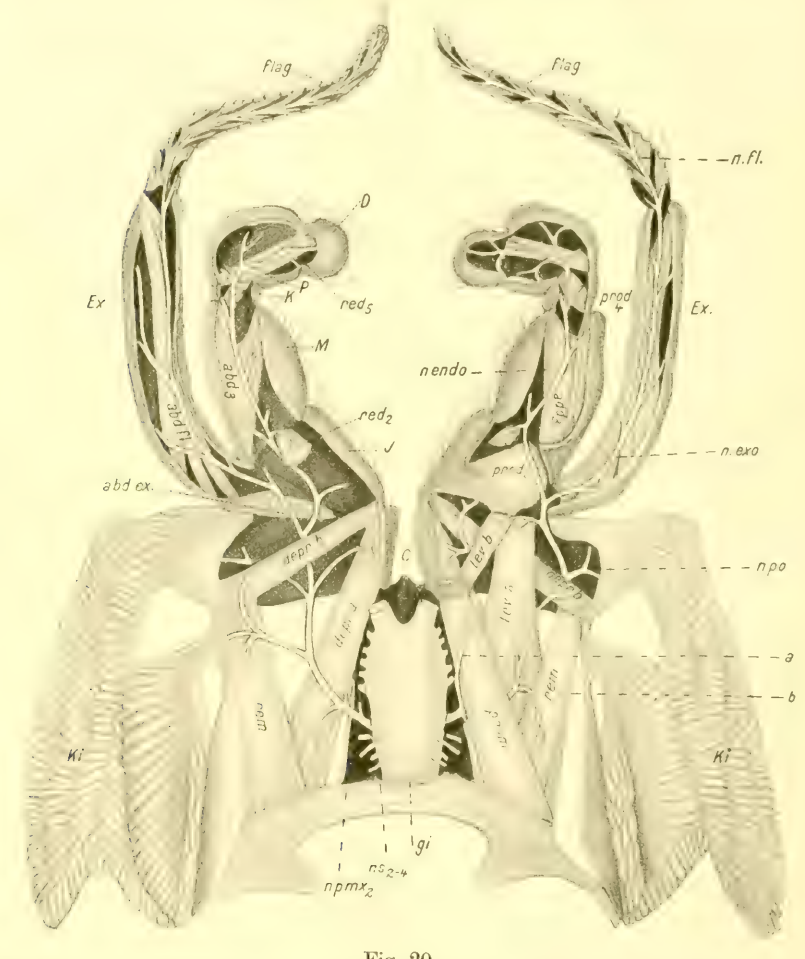


Fig. 20.

Zweiter Kieferfuß; zeigt außer der Innervation des zweiten Kieferfußes die drei letzten oberen Nerven des Unterschlundganglions.

7. Nerv des dritten Kieferfußes.

(Nervus pedis maxillaris tertius, Fig. [15*a*], 21, *n.p.m.x*$_3$).

Der dritte Kieferfuß ist in der Nervatur den Gehfüßen am ähnlichsten: der Exopodit ist kleiner und der Endopodit größer geworden, dementsprechend ist auch die Innervation modifiziert worden.

Zwischen Musculus promotor (*prom.*) und levator *a* (*lev.a*) zieht der Nervus pedis maxillaris tertius in den Coxopoditen, er innerviert

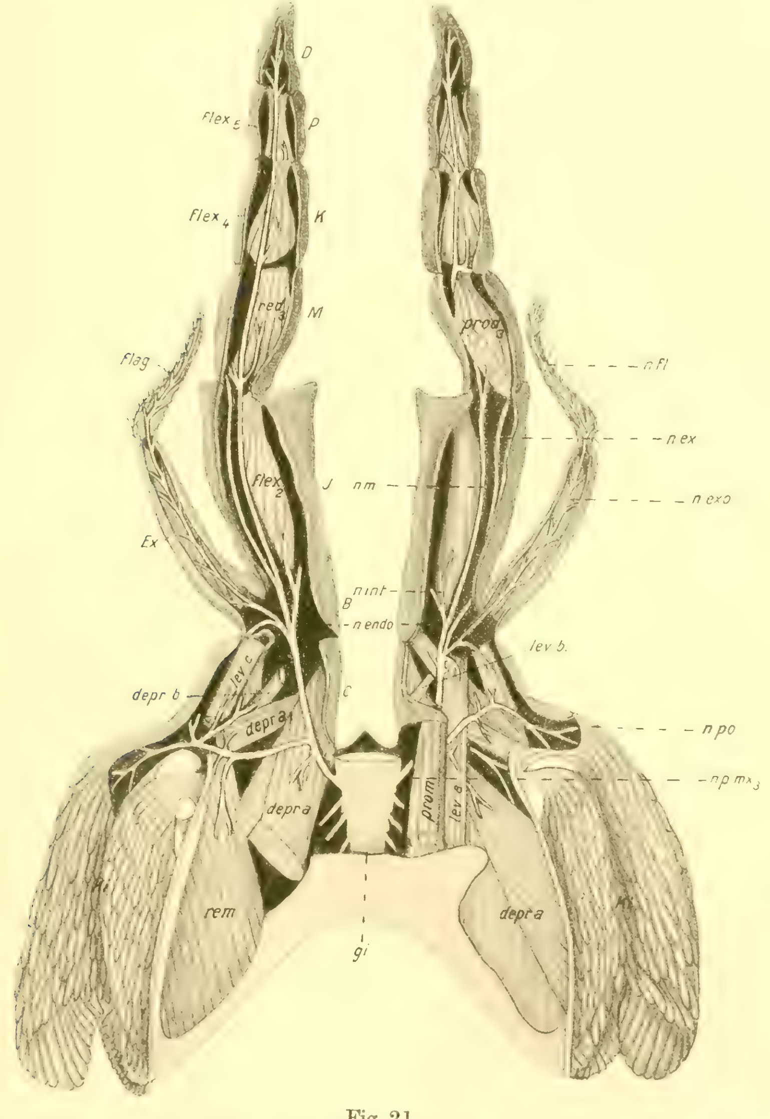


Fig. 21.

Dritter Kieferfuß dorsal geöffnet. Hinterer Teil des Unterschlundganglions mit dem dritten Kieferfußnerven. (Die Musculi abductores exopoditis und extensores 4+5 sind abpräpariert.)

diese beiden Muskeln und den Musculus remotor (*rem.*), ferner den Musculus depressor *a* (*depr.a*). Ein stärkerer seitlicher Ast zieht in

die Podobranchie — Nervus podobranchialis (*n.po.*) — und innerviert die Musculi depressores a_1 (*depr.*a_1) und (*b depr.b*). Der Hauptnerv zieht über die vordere Insertionsstelle des Musculus depressor *a* (*depr.a*) nach vorn, innerviert mit feinen Seitennerven den Musculus levator *b* (*lev.b*), den abductor exopoditis (*abd.ex.*) und den levator *c* (*lev.c*), dann teilt er sich in zwei Äste, den Nervus exopoditis (*n.exo.*) und Nervus endopoditis (*n.endo.*). Über den Verlauf des ersten ist nicht viel zu sagen, er verzweigt sich sehr stark und zieht schließlich analog dem eben beschriebenen Flagellumnerven (Nervus flagellae, *n.fl.*) in die Sinnesborsten des Flagellums (Fig. 20 u. 21). Dagegen teilt sich der Nervus endopoditis in die typischen drei Nervenäste: Nervus externus, medius und internus.

Der Nervus internus (Fig. 21 *n.int.*) innerviert den Musculus $flexor_2$ (*flex.*$_2$), während die beiden andern Nerven weiter nach vorne ziehen. Der Nervus externus (*n.ex.*) wird im Meropoditen sehr fein und verteilt sich hier diffus im Bindegewebe. Der Nervus medius (*n.m.*) innerviert die Musculi $productores_3$ (*prod.*$_3$) und $reductores_3$ (*red.*$_3$) und ferner die Musculi flexores $_{4+5}$ (*flex.* $_{4+5}$) und extensores $_{4+5}$ (*ext.* $_{4+5}$), alsdann verzweigt er sich wie bei den beiden ersten Kieferfüßen stark im Dactylopodit (Fig. 21).

Nervi superiores.

(Nervus superior primus — quartus.)

Es sind jetzt nur noch die vier oberen vom Unterschlundganglion ausgehenden Nerven zu besprechen, die bedeutend dünner sind als die eben beschriebenen unteren Nerven und deren Funktion Krieger zum Teil falsch angegeben hat. Die drei hinteren von ihnen dienen zur Innervation der dorso-ventralen Muskeln und der am zweiten Thoracalsegment ansetzenden Längsmuskeln, und zwar wollen wir nach ihrem Verlauf diese Nerven betrachten.

1. Nervus superior primus.

(Fig. [15*a*], 16*a* u. 17, *n.s*$_1$.)

Der erste obere Nerv (*n.s.*$_1$), der die dorso-ventrale Muskulatur, die Musculi dorso-ventrales anteriores (Fig. 16*a*; *d.v.a.*) und posteriores (Fig. 16*a*; *d.v.p.*) innerviert, wurde schon bei Besprechung des Mandibelnerven erwähnt. Es soll nur noch hinzugefügt werden, daß er dicht an dem Musculus dorso-ventralis posterior (Fig. 17 *d.v.p.*) entlang nach außen läuft, und daß er auch die äußeren Insertionsstellen der Musculi abductores coxopoditis (Fig. 17 *abd.c.*) und ad-

ductores laterales coxopoditis (Fig. 17 *add.l.c.*) der ersten Maxille innerviert, weitere Äste verteilen sich im Bindegewebe des Cephalothorax.

Von diesem Nerv sagt KRIEGER: »Er ist von ansehnlicher Stärke und versorgt, soviel ich sehen konnte, die Muskeln der Flagella ...« Diese Beobachtung KRIEGERS kann ich nicht bestätigen; es handelt sich hier um eine ganz getrennte Innervierung der dorso-ventralen Muskulatur.

2. Nervus superior secundus.

(Fig. 6 u. 26, $n.s_2$.)

Der zweite obere Nerv zieht vom Unterschlundganglion dicht vor der Insertionsstelle der Musculi thoracales anteriores (*th.a.*) unverzweigt in den Musculus thoracalis anterior lateralis (*th.a.l.*) und den Musculus attractor epimeralis (*attr.ep.*), sowie in die laterale Hypodermis des Thorax.

3. Nervus superior tertius.

(Fig. 6 u. 26, $n.s_3$.)

Dieser dritte Nerv versorgt nicht nur die Musculi thoracales anteriores (*th.a.*) mit Nerven, sondern sendet ebenfalls einen Nervenast zum Musculus attractor epimeralis (*attr.ep.*). Entsprechend der segmentalen Natur der ventralen Längsmuskeln im Thorax dienen beide Nerven, die als letzte stärkere Nerven vom Unterschlundganglion ausgehen, nicht zur Innervierung der ganzen Längsmuskeln, sondern jedes einzelne Segment dieser Muskeln empfängt aus den folgenden Thoracalganglien einen segmentalen Nerven.

4. Nervus superior quartus.

(Fig. 6, $n.s_4$.)

Der letzte sehr schwache Nerv des Unterschlundganglions zieht über das Mesophragma des zweiten Thoracalsegmentes zu den Musculi ventrales superficiales thoracis (*v.s.th.*) und verteilt sich diffus im median gelegenen Bindegewebe des Thorax.

Thoracalganglien.

(Ganglion thoracale primum — quintum, $g.th._{1-5}$ Fig. 1, 13, 26.)

Die fünf Thoracalganglien liegen an der ventralen Seite des Cephalothorax in einer Rinne, die aus festen Skeletteilen gebildet wird. Diese Rinne ist über den drei ersten Ganglien des Thorax zu einem Kanal geschlossen. Die beiden letzten Thoracalganglien liegen dicht

zusammen, der Hauptnervenstrang weicht auseinander und läßt das sternale Blutgefäß durchtreten. Da die thoracalen Ganglien auf einen bei weitem kürzeren Raum zusammengedrängt sind als die Ansatzstellen der fünf Gehfüße, so muß jeder der aus ihnen entspringenden stärkeren Nerven sich unter einem andern Winkel zur Längsachse des Bauchstranges seinem Bestimmungsort zuwenden.

Aus jedem Thoracalganglion, die im wesentlichen im Bau über-

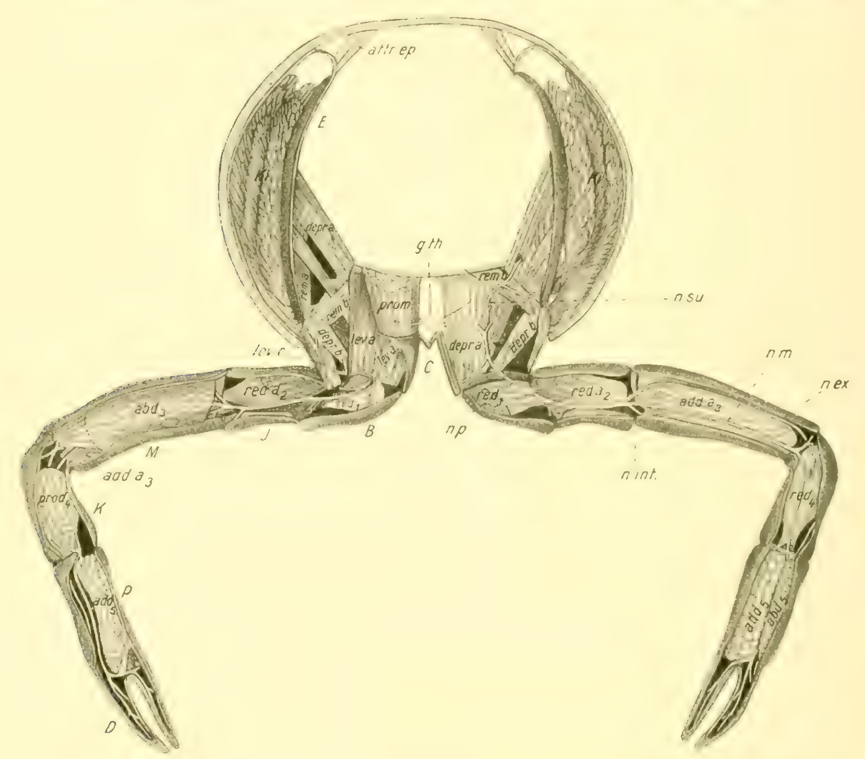


Fig. 22.

Zweites Gehfußpaar. Typische Innervation der thoracalen Extremität, Thorax im Querschnitt dargestellt, Extremität dorsal aufpräpariert.

einstimmen, gehen zwei Nerven ab: ein stärkerer Nerv innerviert die Gehfüße (Nervus pedalis), ein schwächerer Nerv die Muskulatur des Thorax (Nervus thoracalis).

Gehfußnerv.

(Nervus pedalis, Fig. 1, 22 und 22*a*, *n.p.*)

Da die Innervation der Schreitfüße untereinander ganz analog ist, so soll zunächst der zweite Gehfuß betrachtet werden. Der Geh-

fußnerv zieht zwischen dem Musculus promotor (*prom.*) und depressor (*depr.a*).) lateral und gibt bald nach seinem Austritt aus dem Ganglion mehrere Nervenäste ab, die die Muskulatur des Coxopoditen mit Ner-

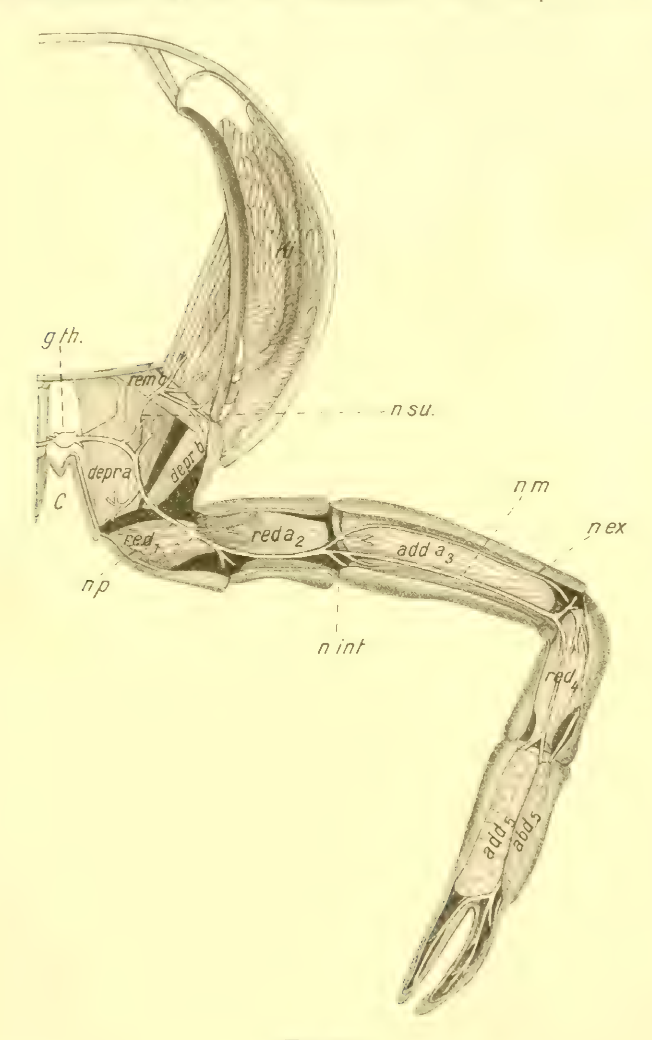


Fig. 22 *a*.

Linker Gehfuß (fünftes Thoracalsomit) Thoracalganglion, Nervus pedalis$_2$ (*np*) teilt sich in die drei Äste: Nervus externus (*n.ex*), medius (*n.m*) und internus (*n.int*).

ven versorgen. Ein stärkerer Nerv — Nervus superior — (Fig. 22 und 22*a*, *n.su.*) läuft nach oben, innerviert die Musculi remotores *a*, *b*, *c* (*rem. a*, *b*, *c*) und versorgt dann, indem er sich reich verzweigt, die Kiemen mit Nerven. Der Hauptnerv läuft durch den Coxopodit

zwischen dem Musculus levator b (*lev. b*) und depressor a (*depr. a*) hindurch, innerviert sie, desgleichen den Musculus promotor (*prom.*) und die Musculi levatores (a und c) (*lev. a* u. *c*) des Coxopoditen und durchzieht als ein Hauptnervenstrang Basi- und Ischiopodit, die Musculi reductores a_1, a_2 und b_1, b_2, (*red.* a_1, a_2 . . . b_1, b_2) innervierend. Im Gelenke zwischen Ischio- und Meropodit teilt sich der einfache Nerv in drei Äste, den Nervus externus, medius und internus.

Nervus externus

(Fig. 1. 22 und 22*a*, *n.ex.*)

innerviert den Musculus adductor$_3$ (*add*$_3$) und reductor$_4$ (*red*$_4$), zieht dann in den Musculus abductor$_5$ (*abd*$_5$) des Propoditen und verläuft an der Externseite des Propodits fein verteilt im Bindegewebe.

Nervus medius.

(Fig. 1. 22 und 22*a*, *n.m.*)

Der mittlere Nerv versorgt den Musculus abductor a_3 (*abd.* a_3) und productor$_4$ (*prod*$_4$), sowie den adductor$_5$ (*add*$_5$) des Propoditen. Im Dactylopodit verläuft er alsdann reich verzweigt, indem er den Nervus internus überkreuzt. Ihm fällt auch die Aufgabe zu, die einzelnen Gelenkhäute mit Nerven zu versorgen.

Nervus internus.

(Fig. 1, 22 und 22*a*, *n.int.*)

Dieser an der Internseite der Gehfüße verlaufende Nerv geht stets dicht unter der Hypodermis bis in den Propodit, wo er sich in der Hypodermis reich verzweigt.

Die drei ersten Schreitfüße sind, was die Innervation betrifft, ganz analog gebaut. Bei den beiden letzten Gehfüßen verteilt sich der Nervus externus schon in der Hypodermis des Carpoditen, da bei diesen beiden Extremitäten keine Schere ausgebildet ist. Die Schere ist dem zweiten Gehfuß ganz gleich gebaut, nur daß hier die Nerven entsprechend der stärkeren Ausbildung auch stärker entwickelt sind.

Was die Anastomosen in den quergestreiften Muskeln betrifft, so habe ich die Untersuchungen Mangolds bestätigt gefunden, daß: »Auf den breiten Muskelfasern die feinen Doppelnerven verlaufen, deren beiderseitige Ästchen nach Übergang der Nervenscheide ins Sarcolemm sich innerhalb des letzteren verzweigen und die kontraktile Substanz umfassen, umspinnen, ohne jedoch auch nur Spuren von Anastomosen und Netzen zu bilden. Ich habe noch in keinem

quergestreiften Skeletmuskel eines Arthropoden eine nervöse Anastomose gesehen.«

Der Thoracalnerv.

(Nervus thoracalis, *n.th.* Fig. 1, *n.th.*$_{1-5}$ Fig. 6, 26.)

Der zweite Nerv, der von dem Thoracalganglion ausgeht, zieht über die Musculi ventrales superficiales thoracis (Fig. 6 *v.s.th.*), die er zunächst innerviert, dann unter den Musculi thoracales anteriores (Fig. 26 *th.a.*) hindurch zur Epimeralplatte, zieht dicht an derselben tergal und innerviert den Musculus attractor epimeralis (Fig. 26, *attr.ep.*), und zwar ebenfalls segmental; ferner die Musculi laterales thoracis (Fig. 26, *l.*), sowie die Musculi dorsales profundi (Fig. 26, *d.p.*) und den lateralen Teil der Musculi dorsales thoracis (Fig. 26, *d.th.*) und schließlich den Musculus contractor epimeralis; daß er auch noch die segmentalen Teile der Längsmuskeln des Thorax innerviert, ist schon oben erwähnt worden.

Eine Abweichung zeigt der Nervus thoracalis beim dritten Thoracalganglion beim Weibchen und beim fünften thoracalen Ganglion beim Männchen, indem nämlich dort ein stärkerer Genitalnerv von ihm abgegeben wird.

Der Genitalnerv.

(Nervus genitalis, Fig. 1, *n.ge.*)

Entsprechend der verschiedenen Endigungsweise der Geschlechtsorgane beim Flußkrebs — beim Männchen am fünften Gehfußpaar, beim Weibchen am dritten — findet auch eine verschiedene Innervation der Geschlechtsorgane statt.

Beim Männchen gibt der fünfte Thoracalnerv einen Seitenast (Nervus genitalis, Fig. 1 *n.ge.*) ab, der zu der Geschlechtsöffnung führt. Hier zieht dieser Nerv in den Ring, der diese Öffnung umgibt, während ein zweiter Nervenast an das Vas deferens sich begibt und von der Geschlechtsöffnung dorsal zum Hoden läuft, indem er sich zwischen dem vielfach gewundenen Samenleiter hindurch an die Keimdrüse begibt.

Beim Weibchen geht dieser Genitalnerv vom dritten Thoracalnerv ab, zieht zur Mündung des Eileiters und geht analog dem Genitalnerv beim Männchen an den Oviduct und das Ovarium; er ist bedeutend kürzer als der Genitalnerv beim Männchen, entsprechend der kurzen Beschaffenheit des Eileiters im Vergleich zu dem langen Samenleiter.

Wie schon bei der Innervation des Darmes hervorgehoben wurde, gehen keine stärkeren Nervenäste von den vorderen Eingeweidenerven zu den Geschlechtsorganen. Die Darminnervation und die Innervierung der Geschlechtsorgane ist also eine ganz getrennte und steht in keinem Zusammenhang. Entsprechend der verschiedenen entwicklungsgeschichtlichen Anlage, der mesodermalen Keimdrüse und der ectodermalen Geschlechtsöffnung sollte man auch, wie bei der grünen Drüse und der Harnblase, eine verschiedene Innervierung erwarten; diese Annahme ist aber bei den Geschlechtsorganen nicht richtig, oder nur mikroskopisch feine Nerven könnten diesen Zusammenhang herstellen.

B. Abdomen.

Die Abdominalganglien sind nicht so stark als eigentliche Ganglien ausgeprägt wie die Thoracalganglien, sie stellen knotenartige Anschwellungen der Längscommissuren dar und liegen tergal über der unteren Abdominalarterie und dem Sternum der Abdominalsomite. Hier finden wir wieder die größte Übereinstimmung, was den Bau des Ganglions selbst und die daraus entspringenden Nerven betrifft. Wie bei Besprechung der Thoraxganglien soll deshalb nur das dritte abdominale Ganglion näher beschrieben werden und bei den einzelnen Extremitäten nur der Besonderheiten gedacht werden (Fig. 1, 25 und 26 $g.a._{1-5}$).

Dicht nebeneinander kommen aus dem Abdominalganglion zwei Nerven hervor, von denen der erste Nerv, Nervus pedis spurii (Fig. 1, 23, 24, 25, *n.p.s.*), direkt in die Extremität zieht; der zweite hervorgehende Nerv, Nervus dorso-lateralis (Fig. 1, 25 und 27, *n.d.l.*), innerviert besonders die obere Stammesmuskulatur des Abdomens. Etwas hinter diesen ersten beiden Nerven entspringt als dritter Nerv der Nervus ventralis, der in die Musculi obliqui (*obl.* Fig. 25 und 27) zieht und diese innerviert.

Schwimmfußnerv.

(Nervus pedis spurii, Fig. 1, 23, 24, 25, *n.p.s.*)

Der erste vom Abdominalganglion abgehende Nerv zieht unverzweigt bis in den Coxopoditen der Abdominalextremität (Fig. 23, 24 und 25 *n.p.s.*). Hier zieht zunächst ein oberer Nerv (Nervus superior, *n.su.* Fig. 23 und 24) in den Musculus remotor (*rem.*) und den Musculus rotator dorsalis (*rot.d.*); der Musculus rotator ventralis (*rot.v.*) wird von einem besonderen Nerven (*a*) versorgt. Ein weiterer Nervenast (Nervus pleuralis, *n.pleu.* Fig. 24) zieht in die Pleuren der

Abdominalsomite und verteilt sich dort reichlich im Bindegewebe. Alsdann teilt sich der Nervus pedis spurii wieder in drei Äste, in den Nervus externus (*n.ex.* Fig. 24), den Nervus medius (*n.m.* Fig. 24) und den Nervus internus (*n.int.* Fig. 24), von denen der erste den Musculus abductor. exopoditis (*abd.ex.*) und den Musculus flagellae

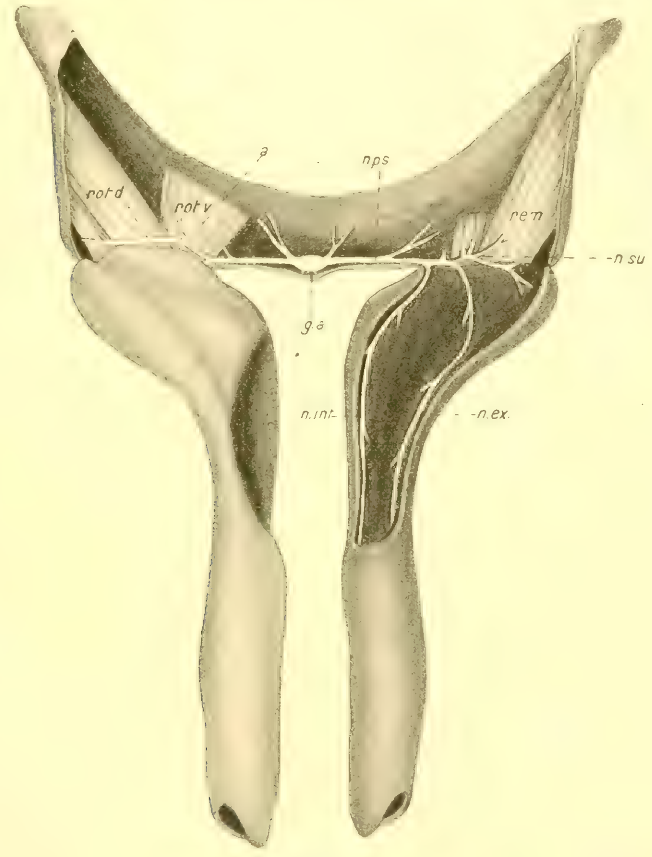


Fig. 23.

Penis dorsal geöffnet; der Nervus pedis spurii mit dem Nervus internus und Nervus externus, der Nervus medius reduziert

exopoditis (*flag.ex.*) innerviert. und zwar verläuft er unter dem Musculus abductor exopoditis (*abd.ex.*) (Fig. 24 *n.ex.*). Der Nervus medius zieht über den Musculus reductor *b* (*red b* Fig. 24), innerviert diesen und läuft alsdann in den Endopoditen, er innerviert außerdem noch den Musculus adductor endopoditis (*add.end.*) und den Musculus abductor endopoditis (*add.end.*) und ferner den Musculus flagellae

endopoditis (*flag.end.*) (Fig. 24 *n.m.*). Der Nervus internus (Fig. 24 *n.int.*) ist viel schwächer als die beiden eben beschriebenen Nerven, von ihm wird die Hypodermis des Basipoditen innerviert; zwischen Basi- und Endopodit verzweigt er sich reich und zieht nicht mehr weiter in den Endopoditen (Fig. 24 *n.int.*).

Beim Penis ist die Innervation ganz analog, hier ist nur der Nervus medius reduziert; während der Nervus superior bestehen bleibt, desgleichen die übrigen Nerven, der Nervus internus wird stärker

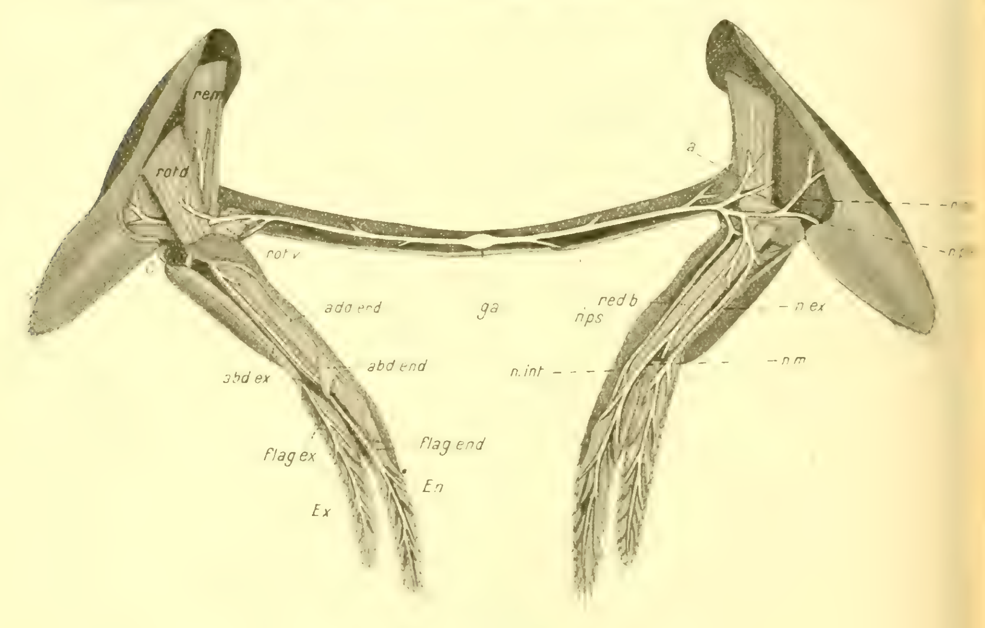


Fig. 24.

Typische Abdominalfußinnervation — dritter Abdominalfuß — zeigt den Nervus pedis spurii mit seinen drei Hauptästen, dem Nervus externus, medius und internus.

ausgebildet und zieht auf der Internseite des Penis bis in die Spitze (Fig. 23, *n.int*; *n.ex.*).

Beim Weibchen können wir ebenfalls in dem stark reduzierten ersten Abdominalanhang dieselbe Innervierung feststellen, nur daß hier die Nerven entsprechend feiner geworden sind.

Der zweite Anhang des Abdomens beim Männchen unterscheidet sich insofern, als hier der Internnerv (Nervus internus, Fig. 23 und 24 *n.int.*) bis in die Spitze der eingerollten Platte des Endopoditen geht, während der Nervus medius das gegliederte Ende des Endopoditen mit Nerven versorgt.

Nervus dorso-lateralis.

(Fig. 1, 25, 27 *n.d.l.*)

Dicht hinter dem Nervus pedis spurii (Fig. 23, 24 und 25 *n.p.s.*) verläßt der Nervus dorso-lateralis das Abdominalganglion (Fig. 25

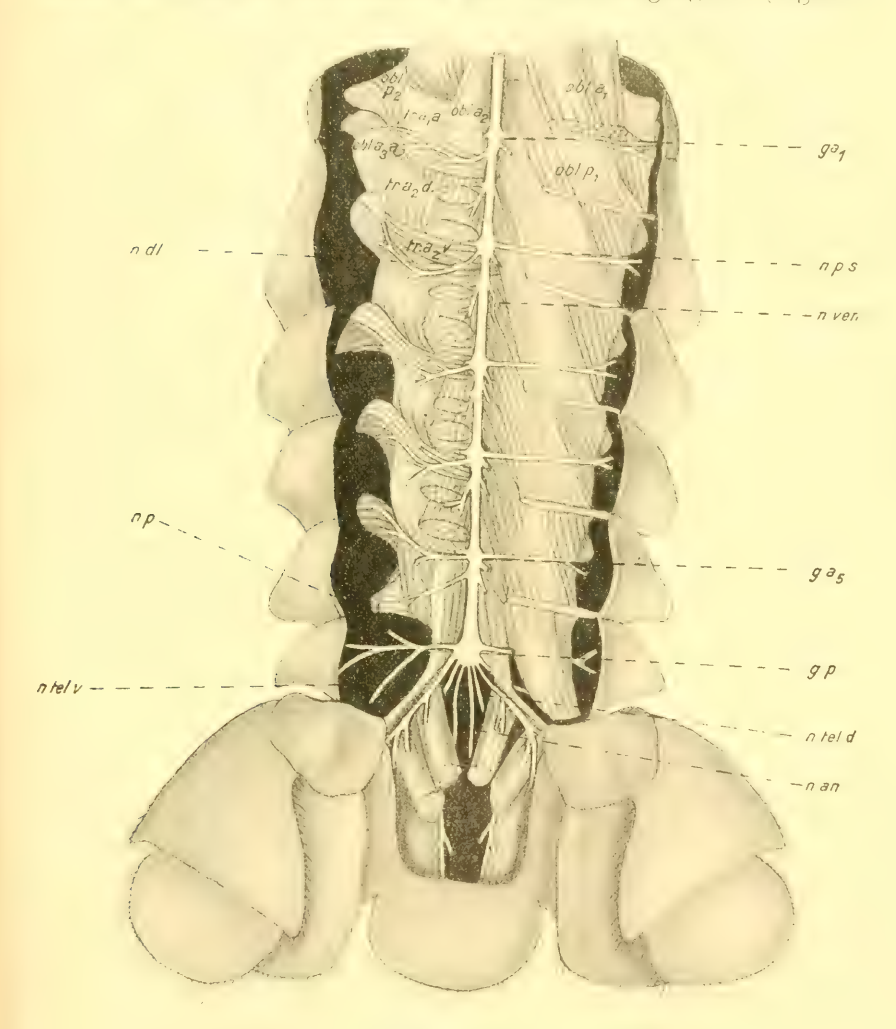


Fig. 25.

Abdomen ventral geöffnet; auf der linken Seite sind die Musculi obliqui bis auf den letzten entfernt. Erstes bis fünftes Abdominalganglion, sowie das Schwanzganglion mit den abgehenden Nerven.

n.d.l.). Er verläuft zwischen dem Musculus transversus abdominis ventralis (*tr.a.v.* Fig. 25) und dem Musculus obliquus anterior (*obl.a.*

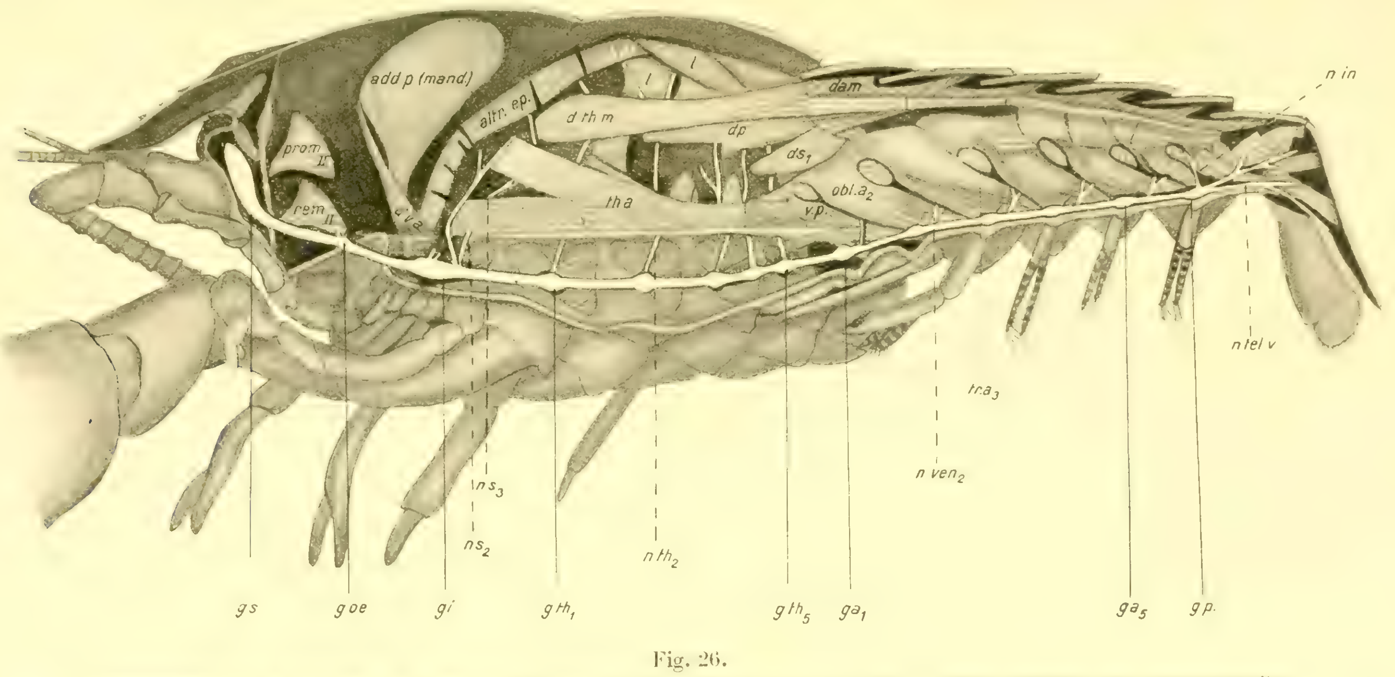


Fig. 26.

Medianschnitt durch den Krebs. Die Lagerung der Ganglien im Cephalothorax und Abdomen — Nervus thoracalis und Nervus ventralis.

Fig. 25) nach der Seite, liegt dicht auf dem Musculus transversus abdominis ventralis (*tr.a.v.* Fig. 25) auf und zieht lateral um die Stammesmuskulatur herum dorsal. Auf der Grenze zwischen dem Musculus transversus abdominis (*tr.a.* Fig. 27) und dem Musculus obliquus anterior (*obl.a.* Fig. 27) geht er median in die Musculi dorsales (Fig. 27 *n.d.l.*). Von ihm werden die Musculi transversi und entsprechend der segmentalen Anordnung auch die in dem betreffenden Segment liegenden Musculi dorsales und laterales (diese Muskeln sind auf der Figur nicht zu sehen, Musculi dorsales, Fig. 26 *d.a.m.*) innerviert, ferner hat der Nervus dorso-lateralis noch die Aufgabe, die Hypodermis des Abdomens zu innervieren.

Nervus ventralis.

(Fig. 1, 25, *n.ven.*)

Ein kurzes Stück hinter den eben beschriebenen, vom Abdominalganglion ausgehenden Nerven entspringt aus den Längscommissuren der ventrale Nerv (Fig. 25 *b n.ven.*). Er zieht in die Musculi obliqui (*obl.*), zwischen dem Musculus obliquus anterior (*obl.a.*) und dem Musculus obliquus posterior (*obl.p.*) hindurch dorsal, von ihm werden außer den genannten Musculi obliqui noch die Musculi ventrales superficiales abdominis (*v.s.a.*) und die Musculi profundi (Fig. 26 *v.p.*) innerviert.

Schwanzganglion.

(Ganglion postabdominale, Fig. 1, 25, 26, 28*a* u. *b*, *g.p.*)

Dieses letzte Ganglion ist etwas stärker als die besprochenen Abdominalgangiien, aus ihm entspringen elf Nerven, die die Uropoden und das Telson mit Nerven versorgen, desgleichen geht aus dem Schwanzganglion der unpaare Darmnerv (Fig. 13 *n.i.a.* und *n.i.p.* Fig. 26 *n.in.*) hervor, der bei Besprechung des sympathischen Nervensystems schon eingehender behandelt worden ist. Der Verlauf der übrigen Nerven ist in den Fig. 28*a* und *b* dargestellt.

Der erste Nerv des Schwanzganglions — Nervus anterior — zieht zwischen dem Musculus obliquus anterior$_7$ (*obl.a*$_7$) nach außen über den Musculus remotor lateralis (*rem.l.*) hinweg und innerviert den Musculus rotator ventralis (*rot.v.*) und dorsalis (*rot.d.*); seine weiteren Äste versorgen die Pleuren des letzten Segmentes mit Nerven (Fig. 28*b*, *n.ant.*).

Nervus uropedalis (*n.ur.*), der zweite vom Schwanzganglion abgehende Nerv, zieht zwischen dem Musculus rotator dorsalis (*rot.d.*) und dem Musculus obliquus anterior$_7$ (*obl.a*$_7$) hindurch in den Exo-

poditen des Uropoden, innerviert die Musculi remotores (*rem.*), desgleichen die Musculi abductores exopoditis (*abd.ex.*), sowie den Musculus adductor (*add.ex.*), productor (*prod.ex.*) und reductor exopoditis (*red.ex.*) und verzweigt sich dann dendritisch im Exopoditen (Fig. 28*b*, *n.ur.*).

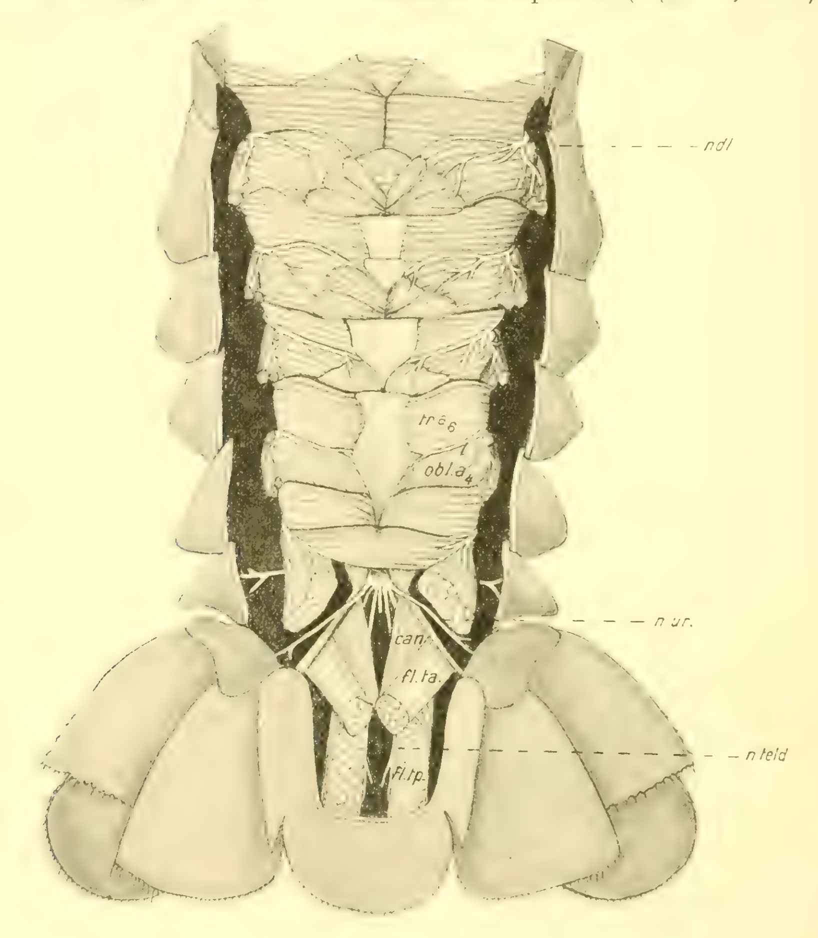


Fig. 27.

Abdomen dorsal geöffnet. — Dorsolateralnerv $_{1-5}$.

Der Nervus telsonos ventralis (*n.tel.v.*) zieht der Sehne des Musculus obliquus anterior$_7$ parallel unter dem Musculus dilatator ani (*d.an.*) und dem Musculus compressor ani (*c.an.*) her in den Endopoditen (Fig. 28 *n.tel.v.*). Von ihm werden der Musculus telsonos uropedalis anterior (*t.u.a.*) und posterior (*t.u.p.*), sowie der Musculus adductor (*add.end.*) und abductor endopoditis (*abd.end.*) und schließlich

der Musculus dilatator (*d.an.*) und compressor ani (*c.an.*) innerviert (Fig. 28*b* *n.tel.v.*).

Der dorsale Telsonnerv — Nervus telsonos dorsalis (*n.tel.d.*) — geht zwischen dem Musculus compressor ani (*c.an.*) und dem Mus-

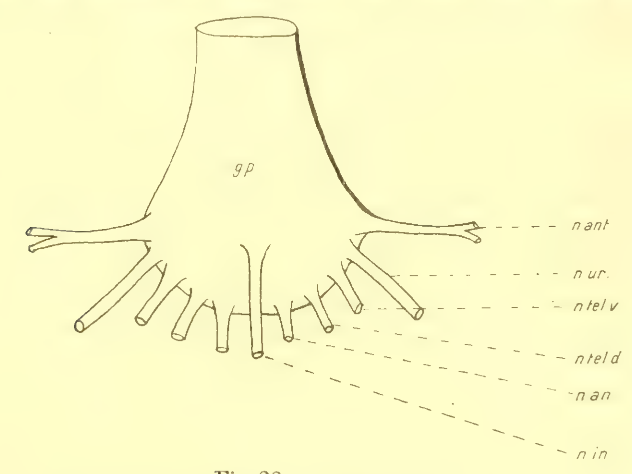


Fig. 28*a*.

Schematische Darstellung des Schwanzganglions.

Fig. 28*b*.

Schwanzganglion und seine Nerven, ventral gesehen.

culus flexor telsonos anterior (*fl.t.a.*) und posterior (*fl.t.p.*) hindurch ins Telson, er innerviert die beiden Musculi flexores (*fl.t.a.* und *fl.t.p.*) und verzweigt sich alsdann sehr stark, um in die Sinnesborsten des Telsons hineinzugehen (Fig. 28, *n.tel.d.*).

Als letzter Nerv des Schwanzganglions ist noch der Nervus ani (*n.an.*) zu nennen, der keine stärkeren Muskeln versorgt, sondern sich in der Muskulatur des Anus verteilt (Fig. 28*b*, *n.an.*).

Zur schnellen Orientierung über die Ganglien und die abgehenden Nerven sei nachstehende Tabelle zugefügt, die eine Übersicht über das centrale und sympathische Nervensystem von *Astacus fluviatilis* gibt, sie stellt zusammenfassend die besprochenen Ganglien mit den daraus entspringenden Nerven dar (vgl. Fig. 1*a* und *b*).

Zum Schluß der vorliegenden Arbeit sei es mir gestattet, meinem verehrten Lehrer, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. KORSCHELT für die Anregung zu derselben, für das stete gütige Interesse und seine jederzeit bereite Unterstützung meinen aufrichtigen Dank zu sagen. Auch den Herren Prof. Dr. C. TÖNNIGES und Dr. W. HARMS bin ich für ihre freundlichen Ratschläge bei Ausführung der Untersuchungen zu Dank verpflichtet.

Marburg i. H., Juli 1914.

Das Nervensystem von Astacus fluviatilis.

A. Cephalothorax.

Ganglion supraoesophageum (Oberschlundganglion) *g.s.*

Nervus opticus (Augennerv) no_1.

Nervus oculomotorius (Augenmuskelnerv) no_2.

Nervus tegumentarius (Hautnerv) *nt*.

Nervus antennalis primus (Nerv der ersten Antenne) na_1.

Nervus antennalis secundus (Nerv der zweiten Antenne) na_2.

Nervus ventriculi impar superior (oberer unpaarer Magennerv) *nvis*.

Nervus ventriculi impar inferior (unterer unpaarer Magennerv) *nvii*.

Nervus commissurae (Schlundcommissur) *nc*.

Ganglion commissurae (Commissurenganglion) *gc*.

Nervus oesophagei superior (oberer Oesophagusnerv) *nos*.

Nervus oesophagei inferior (unterer Oesophagusnerv) *noi*.

Ganglion oesophagei (Oesophagusganglion) *goe.*
    Nervus stomato-gastricus inferior (unterer Hauptmagennerv) *nsgi.*

Ganglion frontale (Stirnganglion) *g.f.*
    Nervus stomato-gastricus superior (oberer Hauptmagennerv) *nsgs.*
    Nervus cardiacus (Herznerv) *nca.*
    Nervus rostralis (Rostrumnerv) *nr.*

Ganglion ventriculi superius (Magenganglion) *gv.*
    Nervus ventriculi dorsalis (dorsaler Magennerv) *nvd.*
    Nervus ventriculi anterior *nva.*
    Nervus ventriculi medius *nvm.*
    Nervus ventriculi posterior *nvp.*
    Nervus ventriculi medianus dorsalis *nmed.*
    Nervus ventriculi lateralis (seitlicher Magennerv) *nvl.*
    Nervus hepaticus (Lebernerv) *nh.*
    Nervus ventriculi inferior posterior (hinterer Magennerv) *nvip.*
    Nervus mandibularis exterior (äußerer Mandibelnerv) *nme.*

Ganglion infraoesophageum (Unterschlundganglion) *gi.*
    Nervus glandulae viridis (Nerv der grünen Drüse) *ngv.*
    Nervus mandibularis interior (innerer Mandibelnerv) *nmi.*
    Nervus maxillaris anterior (Nerv der ersten Maxille) nmx_1.
    Nervus maxillaris posterior (Nerv der zweiten Maxille) nmx_2.
    Nervus pedis maxillaris primus $npmx_1$.
    Nervus pedis maxillaris secundus $npmx_2$.
    Nervus pedis maxillaris tertius $npmx_3$.
    (Nerv des ersten bis dritten Kieferfußes).
    Nervus superior primus — quartus (erster bis vierter oberer Nerv) ns_{1-4}.

Ganglion thoracale primum — quintum (erstes bis fünftes Thoracalganglion) gth_{1-5}.
    Nervus pedalis (Gehfußnerv) gp_{1-5}.
    Nervus thoracalis (Thoraxnerv) nth_{1-5}.
    Nervus genitalis (Geschlechtsnerv) *nge.*

B. Abdomen.

Ganglion abdominale primum — quintum (erstes bis fünftes Abdominalganglion) ga_{1-5}.
    Nervus pedis spurii (Schwimmfußnerv) *nps.*
    Nervus dorso-lateralis (Dorso-lateralnerv) *ndl.*
    Nervus ventralis (Ventralnerv) $nven_{1-5}$.

Ganglion postabdominale (Schwanzganglion) *gp.*
Nervus intestinalis (Darmnerv) *n in.*
Nervus anterior *n ant.*
Nervus uropedalis *n ur.*
Nervus telsonos ventralis *ntel v.*
Nervus telsonos dorsalis *n tel d.*
Nervus ani *n an.*

Literaturverzeichnis.

1. J. Alexandrowicz, Zur Kenntnis des sympathischen Nervensystems der Crustaceen. Jena. Zeitschr. Naturw. Bd. XLV. S. 395—443.
2. Edgar J. Allen, Studies on the Nervous System of Crustacea. The Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. XXXVI. Part IV. New. Ser. 1894.
3. Audouin et Milne-Edwards, Recherches anatomiques sur le système nerveux des Crustacés. Annales des sciences natur. 1re série. Vol. XIV. p. 77—102. 1828.
4. A. Bethe, Ein Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems von Astacus fluviatilis. Anatomischer Anzeiger. Bd. XII. S. 31—34.
   — Studien über das Centralnervensystem von Carcinus maenas nebst Angaben über ein neues Verfahren der Methylenblaufixation. Archiv für Mikr. Anatomie. Bd. XLIV. p. 579—622.
5. E. L. Bouvier, Le système nerveux des Crustacés décapodes et ses rapports avec l'appareil circulatoire. Annales des sciences natur. 7e série. Vol. VII. p. 73—106. 1889.
6. J. F. Brandt, Anatomie des Flußkrebses. Medizinische Zoologie II. S. 58—69. 1833.
   — Bemerkungen über die Mundmagen- oder Eingeweidenerven (Nervus sympathicus seu Nervi reproductorii) der Evertebraten. Mémoires de l'académie impériale des sciences de St.-Pétersbourg. 6e série. T. I. 1835.
7. Claus, Bemerkungen über die Nervenendigungen in den Hautsinnesorganen der Arthropoden, insbesondere Crustaeeen. Zoologischer Anzeiger 17. Jahrg. 1894.
8. G. Cuvier, Leçons d'anatomie comparée. 1re édition, Paris, t. II. p. 315. 1805.
9. J. Dogiel, De la structure et des fonctions du coeur des Crustacés. Arch. de Phys. etc., de Brown-Séquard. 9e ann. 2e série. T. IV. p. 403. 1877.
10. A. Gerstäcker, Bronns Klassen und Ordnungen. Bd. V. 2. Abt. (Crustacea). Leipzig 1901.
11. G. Holste, Das Nervensystem von Dytiscus marginalis L. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XCVI. Heft 3. 1910.

12. Th. Huxley, Der Krebs. 1881.
13. K. R. Krieger, Über das Centralnervensystem des Flußkrebses. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XXXIII. 1879.
14. A. Krohn, Über die Verdauungsnerven des Krebses. Isis 1834. p. 529—531.
15. Lemoine, Recherches pour servir à l'histoire des systèmes nerveux, musculaire et glandulaire de l'écrevisse. Annales des sciences natur. 5e série. T. IX. 1868.
16. E. Mangold, Untersuchungen über die Endigung der Nerven in den quergestreiften Muskeln der Arthropoden. Zeitschr. Allg. Phys. Jena. Bd. V. S. 135—205.
17. P. Marchal, Recherches Anatomiques Et Physiologiques Sur L'Appareil Excréteur Des Crustacés Décapodes.
18. M. Milne-Edwards, Histoire Naturelle Des Crustacés. T. I. Paris 1834.
19. F. Mocquard, Note sur un nerf cardiaque naissant des ganglions cérébroides chez la Langouste. Bull. Soc. Philomath. Paris (7). T. VII. p. 55—59. 1883.
— Recherches anatomiques sur l'estomac des Crustacés podophtalmaires. Annales des sciences natur. (6). T. XVI. 1883.
— Sur un nerf cardiaque naissant des ganglions cérébroides chez la Langouste. Bull. Soc. Philomath. Paris (10). T. IV. 1912.
20. J. Müller, Über ein eigentümliches, dem Nervus sympathicus analoges Nervensystem der Eingeweide bei den Insekten. Nova acta Acad. Caes. Leop. T. XIV. 1828.
21. Owsjannikow, Recherches sur la structure intime du système nerveux des Crustacés et principalement du Homard. Annales des sciences natur. (4.) Zoologie. T. XV. 1861.
— Über die feinere Struktur des Kopfganglions bei den Krebsen, besonders bei Palinurus locusta. Mém. de l'acad. imp. des sciences de St.-Pétersbourg (7). T. IV. Nr. 10. 1863.
22. — Über die Nervenelemente und das Nervensystem des Flußkrebses (Astacus fluviatilis). Mém. de l'acad. imp. des sciences de St.-Pétersbourg. (8.) T. X.
23. T. J. Parker, On the stomach of the fresh-water Crayfish. Journal of Anatomy and Physiology. Bd. XI. 1876.
24. F. Plateau, Recherches physiologiques sur le coeur des Crustacés décapodes. Arch. Biol. Gand et Leipzig. T. I. S. 595—695. 1880.
25. G. Police, Sul sistema nervoso viscerale dei Crostacei decapodi. Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. Bd. XIX. Berlin 1908—09.
26. O. vom Rath, Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen. Zool. Anzeiger. 14. Jahrg.
— Über die von C. Claus beschriebene Nervenendigung in den Sinneshaaren der Crustaceen. Zool. Anzeiger. 15. Jahrg.
— Über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode. Bericht Natur. Ges. Freiburg. Bd. IX. 1894.
27. Retzius, Biologische Untersuchungen. Neue Folge I. Stockholm. S. 99.
— Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen. 1890.

28. G. Rouch, Des cellules nerveuses périphériques du système viscéral des crustacés. C. R. Soc. Biol. Paris. (8.) T. III. 1886.

29. W. Schlemm, De hepate ac bile Crustaceorum et Molluscorum quorundam. Dissert. inaug. Berolini 1844.

30. Walter Schmidt, Die Muskulatur von Astacus fluviatilis (Potamobius astacus L.). Ein Beitrag zur Morphologie der Decapoden. Zeitsch. f. wiss. Zoologie. Bd. CXIII. Heft 2. 1915.

31. F. W. Suckow, Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Insekten und Krustenthiere. Heidelberg 1818.

32. E. Yung, Recherches sur la structure intime et les fonctions du système nerveux central chez les Crustacés décapodes. Archiv Zool. Expér. Paris. T. IV. p. 401—534. Pl. 27—30. 1878.

Erklärung der Abkürzungen der Nervatur von Astacus fluviatilis.

g.a.($_{1}$—$_{5}$), Ganglion abdominale($_{1}$—$_{5}$);
g.c., Ganglion commissurae;
g.f., Ganglion frontale;
g.i., Ganglion infraoesophageum;
g.o., Ganglion opticum;
g.oe., Ganglion oesophagei;
g.p., Ganglion postabdominale;
g.s., Ganglion supraoesophageum;
g.th.($_{1}$—$_{5}$), Ganglion thoracale($_{1}$—$_{5}$);
g.v., Ganglion ventriculi superius.

Nerven.

n.a$_1$, Nervus antennalis primus;
n.a$_2$, Nervus antennalis secundus;
n.aa., Nervus acusticus;
n.an., Nervus ani;
n.ant., Nervus anterior;
n.ba., Nervus basipoditis;
n.c., Nervus commissurae;
n.ca., Nervus cardiacus;
n.d.l.$_{1-5}$, Nervus dorso-lateralis$_{1-5}$;
n.endo., Nervus endopoditis;
n.ep., Nervus epipoditis;
n.ex., Nervus externus;
n.exo., Nervus exopoditis;
n.fl., Nervus flagellae;
n.ge., Nervus genitalis;
n.g.v., Nervus glandulae viridis;
n.h., Nervus hepaticus;
n.in., Nervus intestinales;
n.i.a., Nervus intestinalis anterior;
n.int., Nervus internus;
n.i.p., Nervus intestinalis posterior;
n.m., Nervus medius;
n.me., Nervus mandibularis externus;
n.mi., Nervus mandibularis internus;
n.med., Nervus ventriculi medianus dorsalis;
n.m.x$_1$, Nervus maxillaris anterior;
n.m.x$_2$, Nervus maxillaris posterior;
n.o$_1$, Nervus opticus;
n.o$_2$, Nervus oculomotorius;
n.o.i., Nervus oesophagei inferior;
n.o.s., Nervus oesophagei superior;
n.p$_{1-5}$, Nervus pedalis$_{1-5}$;
n.pleu., Nervus pleuralis;
n.p.m.x$_1$, Nervus pedis maxillaris primus;
n.p.m.x$_2$, Nervus pedis maxillaris secundus;
n.p.m.x$_3$, Nervus pedis maxillaris tertius;
n.po., Nervus podobranchialis;
n.p.s$_{1-5}$, Nervus pedis spurii$_{1-5}$;
n.r., Nervus rostralis;
n.s$_{1-4}$, Nervus superior $_{1-4}$;
n.s.g.i., Nervus stomato-gastricus inferior;
n.s.g.s., Nervus stomato-gastricus superior;

n.su., Nervus superior;
n.t., Nervus tegumentarius;
n.t.r., Nervus tegumentarius (Seitennerv zum Rostrum gehend).
n.tel.d., Nervus telsonos dorsalis;
n.tel.v., Nervus telsonos ventralis;
$n.th_{1-5}$, Nervus thoracalis$_{1-5}$;
n.ur., Nervus uropedalis;
n.v., Nervus vesiculae;
n.v.a., Nervus ventriculi anterior;
n.v.d., Nervus ventriculi dorsalis;
$n.ven_{1-5}$, Nervus ventralis$_{1-5}$;
n.v.i.i., Nervus ventriculi impar inferior;
n.v.i.p., Nervus ventriculi inferior posterior;
n.v.i.s., Nervus ventriculi impar superior;
n.v.l., Nervus ventriculi lateralis;
n.v.m., Nervus ventriculi medius;
n.v.p., Nervus ventriculi posterior;
$n.v_{1-5}$, Nervus ventralis$_{1-5}$;
br., Querbrücke;
lo., Lobus opticus.

Erklärung der Abkürzungen der Stammesmuskulatur nach W. Schmidt.

attr.ep., M. attractor epimeralis;
c.an., M. compressor ani;
$c.end_1$, M. compressor endophragmalis 1;
$c.end_2$, M. compressor endophragmalis 2;
c.ep., M. contractor epimeralis;
d.an., M. dilatator ani;
d.a.l., M. dorsales profundi abdominis (lateraler Teil);
d.a.m., M. dorsales profundi abdominis (medialer Teil);
d.p., M. dorsales profundi;
d.th.l., M. profundi thoraco-abdominales, lateraler Teil;
d.th.m., M. dorsales profundi thoraco-abdominales, medialer Teil;
$d.s(_{1-7})$, M. dorsales superficiales $(_{1-7})$;
d.v.a., M. dorsoventralis anterior;
d.v.p., M. dorsoventralis posterior;
fl.ta., M. flexor telsonos anterior;
fl.tp., M. flexor telsonos posterior;
l., M. laterales;
l.a., M. laterales abdominis;
l.a.c., M. laterales abdominis (Muskelfasern).
l.thl., M. laterales thoraco-abdominales (lateraler Teil).;
l.th.m., M. laterales thoraco-abdominales (medialer Teil);
$obl.a(_{1-7})$, M. obliqui anteriores $(_{1-7})$;
$obl.a_1v.$, M. obliquus anterior$_1$ (mediane sehnige Verbindung);
$obl.a(_{1,\ 2})s.$, M. obliquus anterior $(_{1,\ 2})$ (lateraler Muskelast);
$obl.a(_{1-4})f.$, M. obliquus anterior $(_{1-4})$ (dorsomediane Fascie);
$obl.a(_{2,\ 5})c.$, M. obliquus anterior$(_{2,5})$;
$obl.a(_{2,\ 3})n.$, M. obliquus anterior$(_{2,\ 3})$ (Ursprung).
$obl.a_7s.$, Sehne des M. obliquus anterior$_7$;
$obl.p(_{1-5})$, M. obliqui posteriores $(_{1-5})$;
th.a., M. thoracales anteriores;
$th.a_1m_1th.a_1l$, der mediale und laterale erste Abschnitt der M. thoracales anteriores;
$th.a(_{2,\ 3,\ 4})$, die im zweiten, dritten und vierten Segmente entspringenden Äste der M. thoracales anteriores;
tr.th., M. transversus thoracis;
$tr.a(_{1-6})$, M. transversi abdominis $(_{1-6})$;
$tr.a_1f$, M. transversus abdominis Fascie;
$tr.a_1v.$, ventralér Teil des M. transversus abdominis$_1$;
$tr.a_1l.$, dorsaler Teil des M. transversus abdominis$_1$;
v.p., M. ventrales profundi;
v.s.th.a. (α), vorderer Ast
v.s.th.a. (β), hinterer Ast
des M. ventralis superficialis thoraco-abdominalis;

v.s.th. ($_2$, $_{3}$—$_7$, $_8$), M. ventrales superficiales thoracis ($_2$, $_3$—$_7$, $_8$);
v.s.a ($_1$, $_2$—$_5$, $_6$), M. ventrales superficiales thoracis ($_1$, $_2$—$_5$, $_6$);
v.c., M. ventralis capitis.

Erklärung der Abkürzungen der übrigen Muskulatur nach W. Schmidt, sowie der übrigen Abkürzungen der Organe.

abd., Musculus abductor;
add., Musculus adductor;
attr. (*ep.*), Musculus attractor (epimeralis);
carp., Musculus carpopoditis;
compr., Musculus compressor;
depr., Musculus depressor;
end (*En*), Endopodit;
ex. (*Ex.*), Exopodit;
ext., Musculus extensor;
fl., Musculus flagellum;
flex., Musculus flexor;
lev., Musculus levator;
mer., Musculus meropoditis;
o.b.a., Musculus oculi basalis anterior;
o.b.p., Musculus oculi basalis posterior;
p., Musculus posterior;
prom., Musculus promotor;
prod., Musculus productor;
r. a—g, Musculi respiratorii *a—g*;
red., Musculus reductor;
rem., Musculus remotor;
r.l., Musculus retractor lateralis;
r.m., Musculus retractor medialis;
rot., Musculus rotator;
r.v., Musculus retractor ventralis;
t.u.a., Musculus telsonos uropedalis anterior;
t.u.p., Musculus telsonos uropedalis posterior;
B., Basipodit;
C., Coxopodit;
D., Dactylopodit;
Da., Darm;
E., Epimeralplatte;
Ep., Epipodit;
flag., Flagellum;
gl.v., grüne Drüse;
H., Herz;
Hy., Hypodermis;
J., Ischiopodit;
K., Karpopodit;
Ki., Kiemen;
L., Leber;
M., Meropodit;
Ma., Magen;
m.B., medianes Blutgefäß;
P., Propodit;
s., Scheitelfortsatz.

Abkürzungen der Magenmuskulatur nach Mocquard.

A, B, D, Musculi interiores cardiaci laterales;
H, J, K, L, M, N, Musculi pylorici laterales;
m.g.a., Musculus gastricus anterior;
m.g.a.i., Musculus dilatator anterior inferior ventriculi;
m.g.a.s., Musculus dilatator anterior superior ventriculi;
m.g.l.a., Musculus dilatator lateralis anterior ventriculi;
m.g.l.p., Musculus dilatator lateralis posterior ventriculi;
m.oe.a.i., Musculus dilatator anterior inferior oesophagei;

m.oe.a.s., Musculus dilatator anterior superior oesophagei;
m.oe.l.i., Musculus dilatator lateralis inferior oesophagei;
m.oe.l.s., Musculus dilatator lateralis superior oesophagei;
m.g.p, Musculus gastricus posterior;
m.p.i.e., Musculus dilatator pylorici inferior exterior;
m.p.i.i., Musculus dilatator pylorici inferior interior;
m.p.s.a., Musculus dilatator dorsalis pylorici anterior;
m.p.s.p., Musculus dilatator dorsalis pylorici posterior;

Die Schalenstruktur von Helix pomatia.

Von

Wilhelm Flössner.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit 33 Figuren im Text.

Inhalt.

1. Prinzip der Gastropodenschalenstruktur.

Zunächst sei das Prinzip der Gastropodenschalenstruktur kurz erläutert, um das Verständnis der bisher in der Literatur geäußerten Anschauungen über die recht komplizierte und nicht ganz leicht zu überblickende Struktur zu erleichtern. Jede Molluskenschale setzt sich, im Querschliff betrachtet, aus mehreren übereinanderliegenden Kalkschichten zusammen. Jede dieser Schichten besteht aus Platten, die wie die Blätter eines Buches nebeneinanderliegen. Das nebenstehende Schema, Fig. 1, veranschaulicht das Wichtigste dieser Struktur. Mit P sind die Platten (Parallelepipede) der einen Schicht A_1 und mit P' die Platten der darunter gelegenen Schicht A_2 bezeichnet. Wie

es das Schema zeigt, stehen die Platten der beiden Schichten A_1 und A_2 mit ihren langen, schmalen Seitenflächen senkrecht aufeinander. Die Seitenfläche *abcd* der größten Platte *P* liegt in der Schalenoberfläche. Die Platten setzen sich aus Balken (z. B. *e f g h i j k l*), in der Struktur Fibrillenbündel genannt, zusammen, die unter einem gewissen Winkel zur Plattenhauptrichtung geneigt liegen. In zwei benachbarten Platten desselben Plattensatzes *P* oder *P'* kreuzen sich

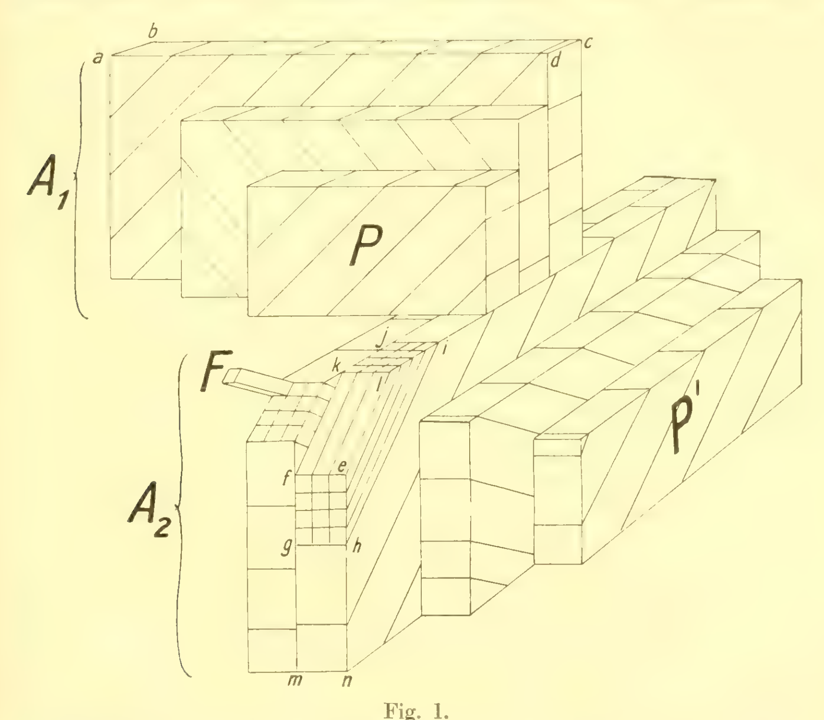


Fig. 1.

Schema zur Erklärung des Prinzips der Gastropodenschalenstruktur. A_1 und A_2 zwei übereinanderliegende Schichten, die sich aus Platten *P* und *P'* zusammensetzen. *e f g h i k l* Balken, aus Bälkchen (Fibrillen) z. B. *F* bestehend.

fast rechtwinklig die Richtungen der Balken oder Fibrillenbündel. Diese bestehen aus Fibrillen oder Fasern — bei *F* ragt ein solches heraus —, dem letzten Strukturelement der Schale.

Es kommt bei einer solchen Struktur sehr darauf an, in welcher Richtung man schleift. Geht ein Schliff in der Richtung der Hauptfläche der Platten *P* von Schicht A_1, so werden diese Platten, die wegen ihrer geringen Dicke in Wirklichkeit durchsichtig sind, gekreuzte Fibrillen zeigen, die Platten *P'* der Schicht A_2 dagegen ihre Querschnitte, z. B. *e*, *f*, *m*, *n*, d. h. die Schicht A_2 sieht scheinbar prismatisch aus.

Wird in umgekehrter Richtung geschliffen, in der Hauptrichtung der Platten P' von Schicht A_2, so zeigen letztere gekreuzte Fibrillen und Schicht A_1 ist scheinbar prismatisch gebaut.

2. Literatur.

Graf BOURNON erkannte, daß sich die Schale von *Strombus gigas* aus mehreren Schichten zusammensetzt, die aus in den einzelnen Schichten verschieden gerichteten Blättchen bestehen. Dasselbe fand BOWERBANK bei *Cypraea mauritiana*. Aber erst ROSEs klassische Arbeit über die Schale von *Strombus gigas* ermöglichte uns einen tieferen Einblick in die komplizierte Struktur. Er fand, daß jede Schalenschicht aus auf der schmalen Kante stehenden Blättchen — in meinem Schema, Fig. 1, »Platten« P und P' — besteht, die in der ersten und dritten Schicht dieselbe Richtung besitzen, in der dazwischen gelegenen zweiten Schicht dagegen senkrecht zu jenen verlaufen. Nach ROSE sollen die Blättchen aus Prismen aufgebaut sein, deren Richtung sich in zwei benachbarten Blättchen kreuzt. Die Ansicht ROSEs von der Zusammensetzung der Blättchen aus Prismen möchte vielleicht veranlassen, die Gastropodenschalen in ihrer Struktur in Beziehung zu den Muschelschalen zu bringen, was jedoch, wie spätere Untersuchungen gezeigt haben, vollkommen verfehlt ist. Übergänge existieren insofern, als es einige Muschelschalen (*Cardium, Tellina, Scrobicularia*) gibt, die wenigstens in gewissen Teilen Gastropodenschalenstruktur zeigen. ROSE hat unter Prismen jene Gebilde verstanden, die ich im Schema (Fig. 1) als Balken bezeichnet habe. v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN hat ausführliche Untersuchungen ebenfalls an *Strombus gigas* gemacht und als letztes Strukturelement der Gastropodenschale die Kalkfaser oder Kalkfibrille gefunden. Es sind die von ROSE gefundenen Prismen zusammengesetzt aus Fibrillen, weshalb man jene Prismen oder Balken als Fibrillenbündel bezeichnet; nach den bisherigen Untersuchungen kann also von einer Prismenstruktur der Gastropodenschalen schlechterdings nicht die Rede sein. v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN bemerkt, daß bei allen von ihm untersuchten Gastropoden (*Helix, Nerita, Buccinum, Mitra, Cypraea*) die Grundstruktur der Schale ein ähnliches Bild zeigt, allerdings aber in erheblichen Abweichungen bezüglich der Zahl und Lage der verschiedenen Schichten. Sogar bei demselben Individuum sollen an verschiedenen Stellen der Schale erhebliche Abweichungen auftreten, was ich nach meinen Untersuchungen nur bestätigen kann. Wegen der glasartigen Sprödigkeit soll die Schale von *Helix pomatia* sehr schwer ganz gute Schliffe geben. v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN gibt keine Abbildungen von *Helix pomatia*, beiläufig erwähnt er: »Die Struktur der älteren Schalenteile ist bei *Helix pomatia* im wesentlichen dieselbe als die bei *Strombus* ausführlich beschriebene, namentlich ist die lamelläre Schichtung sehr ausgesprochen und durch scharfe Abwechslung dunkler und heller Lagen bezeichnet.« ROSE und v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN geben beide ein Schema der Schalenstruktur, die sie bei *Strombus gigas* gefunden haben. Wie LEYDIG unterscheiden LONGE und MER drei Schichten an der Schale der Heliciden: »La coquille des Hélix se compose de deux assises principales de nature organique et minérale, revêtues d'une cuticule uniquement organique. La première de ces assises est formée, en commençant par l'extérieur d'une couche à striation confuse, ayant à peu près l'épaisseur de la cuticule, et d'une autre

plus épaisse, constituée par des prismes verticaux. C'est à elle qu'est due la coloration générale de la coquille, de même que celle des taches et des bandes. La deuxième, qui est incolore et que l'on désigne communément sous le nom de nacre, comprend plusieurs strates de prismes disposés horizontalement et dont les axes, dans deux couches successives, sont à peu près perpendiculaires entre eux.« Leider fehlen bei LEYDIG wie auch bei LONGE und MER Abbildungen. Bei letzteren vermißt man auch die Angabe, ob ein Querschliff oder Flächenschliff betrachtet worden ist. Ich kann daher nach meinen eigenen Untersuchungen nur vermuten, daß die zwei äußeren Lagen an einem Schliff senkrecht zu den Anwachsstreifen, dagegen die inneren an einem Flächenschliff beobachtet worden sind. Die Annahme einer prismatischen Struktur ist, wie ich genau an *Helix pomatia* beweisen werde, falsch.

Andere Pulmonaten sind ebenfalls auf ihre Schale hin untersucht worden. NALEPA fand an *Zonites algirus* eine Prismenschicht, die zahnartig in die folgende Schicht mit rhomboedrischer Spaltbarkeit vorspringe. JACOBI gibt für *Amphidromus* ebenfalls eine Prismenschicht an, die zwischen zwei Schichten mit gekreuzter Diagonalstreifung liegt. Der Fehler dieser Untersuchungen liegt darin, daß immer nur ein Querschliff in einer Richtung betrachtet und abgebildet wird, während erst der Schliff senkrecht zu dieser Richtung wahren Aufschluß über die Struktur gibt. Aus diesem Fehler kann man es verstehen, weshalb immer wieder von einer Prismenstruktur die Rede ist; an der Hand meines Schemas (Fig. 1) kann man sich ebenfalls davon überzeugen.

TYCHO TULLBERG hat an *Buccinum undatum* und neuerdings BECK an den deutschen *Buliminus*-Arten die Gastropodenschalenstruktur festgestellt.

Von den eingehenden Untersuchungen von BIEDERMANN, die grundlegender Natur sind, wird im folgenden noch wiederholt die Rede sein.

3. Technik.

Zur Feststellung der Struktur der *Helix*-Schale fertigte ich zunächst nur Querschliffe an durch die letzte Schalenwindung erwachsener Schnecken, und zwar sowohl parallel, wie auch senkrecht zu den Anwachsstreifen. Da BIEDERMANN 1901 und 1913 schreibt: »Meine Bemühungen, solche — nämlich Querschliffe — in hinreichender Feinheit herzustellen, haben leider bis jetzt zu keinem befriedigenden Ergebnis geführt. Trotz Einbettung der Schalenstückchen splittern dieselben fast immer beim Schleifen, ehe die notwendige Dünne erreicht ist«, so möchte ich etwas eingehender über meine Methode berichten. Am meisten zu beachten ist das Anlöten eines Schalenstückes mit Kanadabalsam auf einem Objektträger. Zuerst befolgte ich die Anweisung von v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN, mehrere Schalenstückchen nebeneinander einzubetten und zu bearbeiten, was sich als unzweckmäßig herausstellte, da so immer doch nur ein Schliff gelingt, während alle andern meist schief angeschliffen werden. Zudem nimmt das Schleifen mehrerer Stücke bedeutend mehr Zeit in Anspruch als das Schleifen von nur einem Stück. Mit gewöhnlicher Laubsäge mit Stahlblatteinlage sägte ich aus der letzten Windung Schalenstückchen heraus von ungefähr $^{1}/_{2}$ cm Breite und 1—2 cm Länge. Nachdem das Schalenstückchen kurze Zeit in Xylol gelegen hatte, um den Kanadabalsam besser anzunehmen, wurde es mit dickem Kanadabalsam auf einen Objektträger angelötet. Es wurde langsam mit einem

Bunsenbrenner erwärmt; stets ist hierbei ein Kochen des Kanadabalsams zu vermeiden. Das Schalenstückchen ist dann richtig angelötet, wenn nach allmählichem Erkalten der Kanadabalsam einen Eindruck des Fingers nicht wiedergibt. Ist er härter als nötig, so springt er gewöhnlich beim unsanften Hinlegen des Objektträgers, an den Sprüngen treten dann Interferenzfiguren auf. In einem solchen Fall reißt das Objekt bei mehrmaligem Schleifen sofort ab; man tut daher gut, einen solchen Objektträger sofort in Xylol zu legen, um so wenigstens das Objekt zu retten. Das richtig angelötete Schalenstückchen wurde zunächst auf einer Seite vollständig glatt geschliffen, dann in Xylol abgelöst, auf der glatt geschliffenen Seite wieder angelötet und nun hier das Stückchen bis zur nötigen mikroskopischen Dicke abgeschliffen. Zum Schleifen benutzte ich zunächst einen gewöhnlichen Sandschleifstein mit Kurbelantrieb, dann einen amerikanischen Schleifstein und darauf einen Ölstein. Ein Schleifen mit Schmirgel empfiehlt sich nicht, da sich die Schmirgelteilchen an dem Schliff oft festsetzen und ihre Beseitigung ohne Gefährdung des Schliffes kaum möglich ist.

Zur Herstellung von Flächenschliffen wurden kleine quadratische Schalenstückchen benutzt.

Eine andre Methode zur Feststellung der Schalenstruktur bestand in der Untersuchung von Schalenbruchstücken. Mit scharfem Meißel (zahnärztliches Instrument) wurden Schalenstückchen zerstampft, die Bruchstücke in Glyzerin unter dem Mikroskop betrachtet oder zu Dauerpräparaten in Kanadabalsam verarbeitet. Der Abfall beim Zersägen der Schale ergab ebenfalls sehr gute Bruchstücke. Eine erste Orientierung an Bruchstücken ist jedoch verfehlt, zunächst muß man an Querschliffen und Flächenschliffen die Prinzipien der Struktur kennengelernt haben, dann erst kann man zum weiteren Eindringen in die Strukturverhältnisse die Bruchstücke mit Vorteil benutzen.

Um die äußeren Kalkschichten, die das Pigment führen, von den inneren Schichten zu trennen, rieb ich die Schale mit einem Tuch, das mit verdünnter Salzsäure oder Salpetersäure getränkt war, so lange, bis die Schale ganz weiß oder farblos am lebenden Tier, d. h. durchsichtig, war. Diese Methode ist äußerst einfach, schon von Sporleder, wie ich nachträglich aus der Literatur ersah, zur Feststellung der Herzbewegungen bei *Cyclostoma elegans* angewandt. Nach der Verdünnung der Schale kann man sämtliche unter der Schale gelegenen Organe beobachten, vor allem die Herztätigkeit, ohne irgendwie bei nötiger Vorsicht das Tier zu stören; selbst die kleinsten Nierengefäße kann man erkennen. So konnte ich auch beobachten, wie die Schneckenmilbe auf dem Mantel unter der Schale bis hinauf in die Windungen läuft.

4. Allgemeines über die Schale.

Das meistens rechts gewundene Gehäuse einer ausgewachsenen Weinbergschnecke besitzt gewöhnlich vier bis fünf Windungen[1]. Die Jahresabsätze, das Ende einer Windung, ist verdickt, was besonders

[1] Auf die links gewundenen Schalen, die in einer im hiesigen Institut ausgeführten Arbeit von W. Kühn ausführlich behandelt werden sollen, gehe ich hier nicht ein.

beim Durchsichtigmachen der Schalen auffällt. Die vielen Erhöhungen und Vertiefungen, die wie Rinnen parallel dem Schalenrand verlaufen, bezeichnet man als Anwachsstreifen; sie sind schon im Periostracum des wachsenden Schalenrandes angedeutet. Daß die Spindel oder Columella in der Mitte des Gehäuses kein selbständiges Gebilde ist, sondern dadurch entsteht, daß sich die einzelnen Windungen dicht aneinanderlegen, zeigt die Abbildung einer Schale (Fig. 2), aus der ich gewissermaßen einen Keil herausgeschliffen habe, und besonders schön ein Totalschliff durch eine Schale (Fig. 3). In der Jugend besitzen die Gehäuse der Weinbergschnecken sämtlich einen organischen Überzug, das Periostracum. Durch Witterungseinflüsse geht es später meistens verloren. Fig. 4 zeigt eine zufällig gefundene Schale, bei der das Periostracum der letzten Windung geplatzt ist, so

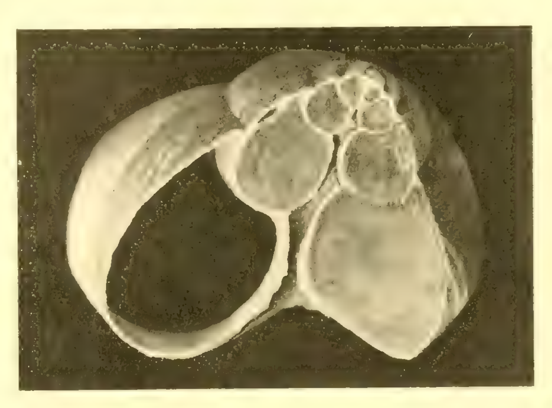


Fig. 2.
Schale, aus der ein keilförmiges Stück herausgeschliffen ist. Vergr. 1,5 ×.

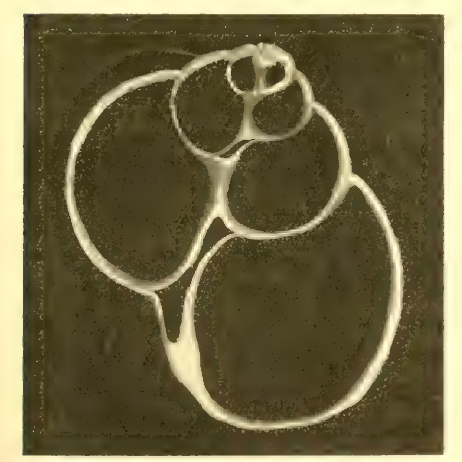


Fig. 3.
Totalschliff durch eine Schale, von beiden Seiten bis zu einer Dicke von ca. 1 mm abgeschliffen. Vergr. 1,5 ×.



Fig. 4.
Schale, bei der das Periostracum geplatzt ist und teilweise herunterhängt. Vergr. 4/5 nat. Größe.

daß es streckenweise abgelöst erscheint und teilweise herunterhängt.

Unter dem Periostracum liegen nur noch Kalkschichten, die ich mit BIEDERMANN in zwei Arten unterscheiden möchte: nämlich die Außen- oder äußeren Schichten und die Innen- oder inneren Schichten. BIEDERMANN bezeichnet nach dem Flächenbilde die ersteren auch als Stalaktitenschichten und die letzteren als Bänder- oder Blätterschichten. Ich werde jedoch vorwiegend die zuerst genannten Bezeichnungsweisen benutzen, da ich die Schichten nicht nur im Flächenbild, sondern auch in Querschliffsbildern und räumlich zeigen werde. Die äußeren Schichten führen allein das Pigment, enthalten



Fig. 5.
Schale, bei der, da das Periostracum entfernt ist, die darunter liegende Kalkschicht mit Pigmentbändern sichtbar ist. Vergr. $^4/_5$ nat. Größe.



Fig. 6.
Schale, die nach Behandeln mit Säure nur noch die Innenschichten besitzt. Vergr. $^4/_5$ nat. Größe.

also auch die meist nicht vollkommen entwickelten fünf Pigmentbänder, die parallel der Spiralwindung verlaufen. Bei der Schneckenschale der Abbildung Fig. 5 wurde das Periostracum mit Kalilauge beseitigt, um so die Pigmentbänder — drei sind an der letzten Windung zu sehen — sichtbar zu machen. Reibt man eine solche Schnekkenschale — wie unter Technik geschildert — mit verdünnter Säure ab, so verschwinden die pigmentführenden, äußeren Schichten und es bleiben übrig die inneren farblosen, im reflektierten Licht weiß aussehenden Schichten, wie es Fig. 6 deutlich zeigt.

Nach Einknickung der Schale kann man sehr leicht das Periostracum mit der Pinzette abziehen, wenn man die Schale etwas anfeuchtet. Auf Querschnitten zeigt das Periostracum eine Zusammensetzung aus vier organischen Lagen, die verschieden dick sind und verschieden gefärbt sind, gelblich bis dunkelbraun. An den Enden

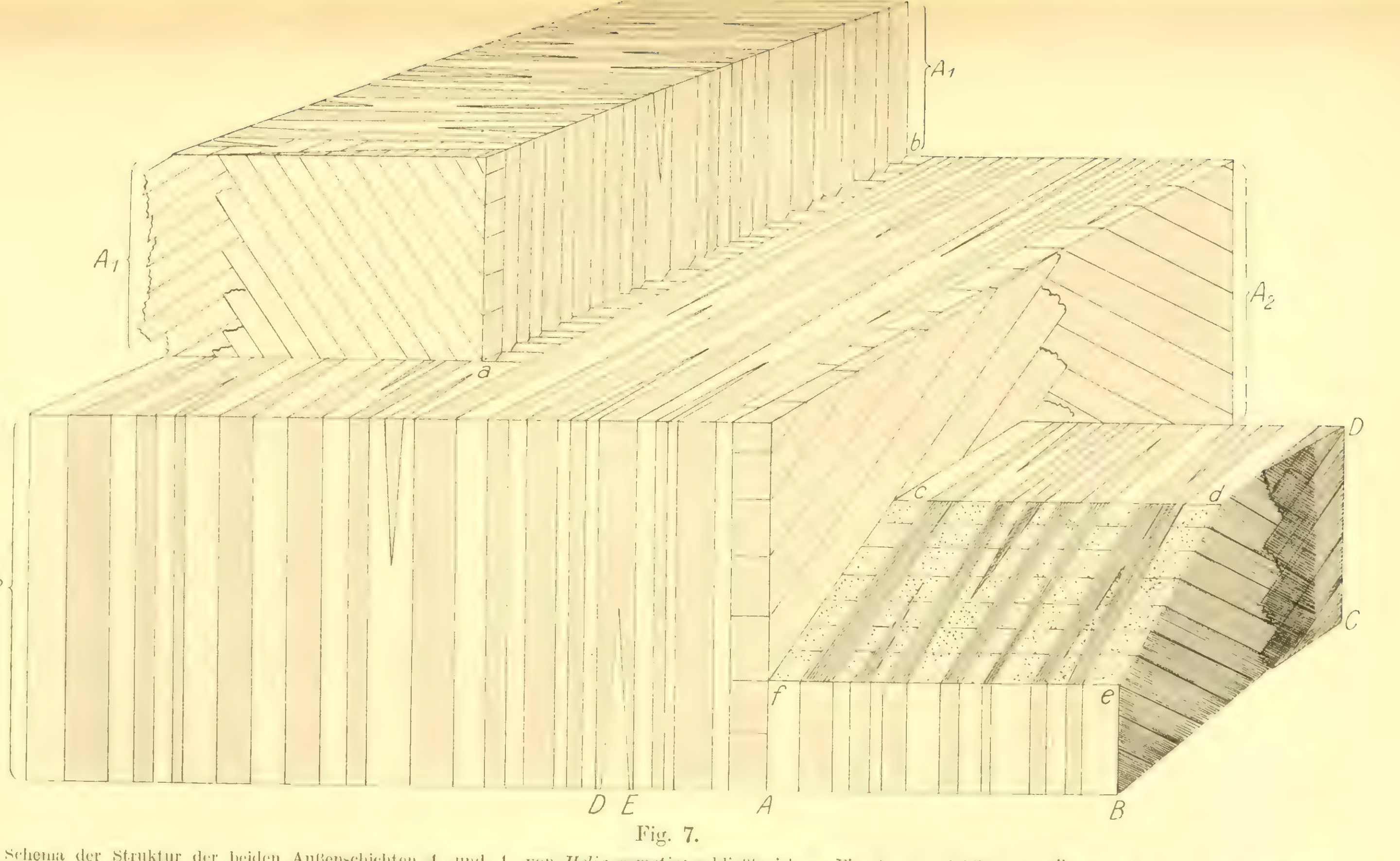


Fig. 7.

Schema der Struktur der beiden Außenschichten A_1 und A_2 von *Helix pomatia*; schließt sich an Fig. 1 an und bildet den Übergang zu dem Idealausschnitt Fig. 8. Platten an den Enden keilförmig zugespitzt gezeichnet. Da in zwei benachbarten Platten die Richtung der Balken (Fibrillenbündel) gekreuzt ist, sind die Platten mit derselben Balkenrichtung auch mit derselben Helligkeit angegeben. Das Anhangsstück *A B C D* der zweiten Außenschicht A_2 gibt mit der Fläche *c d e f* den Spezialfall wieder, wo die Platten abwechselnd parallel und senkrecht zu ihren Fibrillen getroffen sind. Die Fläche *B C D d e* zeigt an der einen Stelle Fibrillenkreuzung. **Längs** ***a b*** **sitzt die erste Außenschicht (A_1) auf der zweiten Außenschicht (A_2).**

des Querschnittes heben sich die Lagen voneinander ab. Die Anwachsstreifen lassen sich auf dem Periostracum als wellenartige Erhöhungen und Vertiefungen erkennen. Senkrecht zu den Anwachsstreifen verlaufen dicht gedrängt feine, wellenförmige, oft unterbrochene Linien, wie es auch schon v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN angibt.

5. Die Struktur der Schale.

A. Allgemeines.

Bei der Schilderung der Struktur möchte ich, um dem Leser das Verständnis zu erleichtern, gerade umgekehrt vorgehen wie bei meinen Untersuchungen. Meine sämtlichen Strukturbilder wurden zu einem idealen Ausschnitt (Fig. 8) aus der Schale verarbeitet, und zu dessen besserm Verständnis wurde noch ein Schema entworfen (Fig. 7), das sich mehr den natürlichen Verhältnissen anschmiegt, einen Übergang bildet von dem ganz primitivem Schema (Fig. 1) zum Idealausschnitt (Fig. 8). Es bleibt so dem Leser die Mühe erspart, sich die Schliffbilder räumlich vorzustellen und die verschiedenartigsten Bruchstücke entsprechend den Schliffbildern den einzelnen Schichten zuzuordnen. Aber dennoch wird er sich eine Vorstellung von der Schwierigkeit der Untersuchung machen können, zumal hier zum ersten Male eine Schneckenschale, die von *Helix pomatia*, in allen ihren Schichten in voller Ausführlichkeit genau beschrieben wird, was, soweit ich die Literatur übersehe, bis jetzt noch bei keiner Schneckenschale derartig geschehen ist.

Das Schema in Fig. 7 zeigt uns wiederum die beiden äußeren Schalenschichten (A_1 und A_2) von *Helix pomatia*. Die Zahl der sie zusammensetzenden Platten ist vergrößert, die Plattenrichtung ist dieselbe wie in Fig. 1. Die Platten der ersten Außenschicht A_1 sind bedeutend kürzer und dünner als die der zweiten Außenschicht A_2. Hier, in Fig. 7, sind die Platten mehr der Wirklichkeit entsprechend gezeichnet; sie laufen nach ihren kurzen, schmalen Seitenflächen spitz zu, sind stark ineinander gekeilt, wie ineinander getrieben. Die Platten gehen mit ihrer kurzen, schmalen Seitenfläche durch die ganze Dicke einer Schicht meistens hindurch, nur hin und wieder, z. B. bei *DE*, sind sie auch hier keilförmig entwickelt. Es verlaufen die Platten der Schicht A_1 senkrecht zu den Anwachsstreifen, die der Schicht A_2 dementsprechend parallel den Anwachsstreifen. Die Platten sind, wie in Fig. 1, aus Balken, in der Struktur »Fibrillenbündel«, zusammengesetzt. Die Richtung dieser Balken ist in zwei benachbarten

Platten ungefähr rechtwinklig gekreuzt, wie es deutlich an der vorderen Fläche von Schicht A_1 und an der Seitenfläche von Schicht A_2 zu sehen ist. Die Platten mit derselben Balkenrichtung zeigen dieselbe Helligkeit. Die erste Schicht A_1 ist längs *ab* zahnartig in die zweite Schicht eingesetzt, wie es auch auf dem Idealausschnitt, Fig. 8, zu sehen ist.

Das Anhangsstück der zweiten Schicht A_2: *ABCD* soll einen Spezialfall vorstellen und gleichzeitig auch noch das letzte Strukturelement der Schale, die Fibrille, uns vor Augen führen. Wir sehen hier, wie jeder Balken (Fibrillenbündel) aus Fasern oder Fibrillen, hier durch einfache gerade Linien dargestellt, zusammengesetzt ist, so daß, wenn die Platten durchsichtig sind, eine Fibrillenkreuzung zustande kommen muß, wie eine Stelle der Seitenfläche über *BC* zeigt. Das Anhangsstück stellt mit der Fläche *cdef* den Fall dar, wo die einen Platten parallel ihrer Fibrillen und dementsprechend die benachbarten Platten senkrecht zu ihren Fibrillen getroffen sind, so daß wir jenes eigenartige Bild vor uns haben. Platten mit nebeneinanderliegenden Fibrillen, damit abwechselnd Platten mit Balken- und Fibrillenquerschnitten, letztere durch Punkte ausgedrückt.

Der Idealausschnitt (Fig. 8) zeigt die natürlichen, räumlichen Verhältnisse der Struktur, er stellt eine Zusammensetzung und Verarbeitung meiner sämtlichen Strukturbilder dar. Die Größenverhältnisse sind aus den Schliffen berechnet. Jede Schicht, als Parallelepiped gezeichnet, gibt mit der oberen Fläche das Flächenbild wieder, mit der vorderen, langen Seitenfläche ein Querschliffsbild parallel den Anwachsstreifen, mit der kurzen Seitenfläche dagegen ein Querschliffsbild senkrecht zu den Anwachsstreifen. A_1 und A_2 sind die Außenschichten, die leichter strukturell zu erkennen sind als die Innenschichten (J_1 und J_2), von denen oft nur die erste (J_1) vorhanden ist, besonders bei jüngeren Schalen. Sämtliche Schichten zeigen im Prinzip denselben Bau, nämlich eine Zusammensetzung aus Platten, die, wie die Flächenbilder zeigen, stark zerfasert, noch mehr, als in Fig. 7, ineinander gekeilt sind, was besonders bei J_1 auffällt. Die spindelförmige Ausbildung der Platten, ihr Zerfasern bringt es mit sich, daß bei Schliffen parallel den Plattenhauptflächen niemals nur eine Platte allein getroffen wird, sondern es werden mehrere angeschliffen, so daß der Schliff, besser die Schicht, mit der Plattenhauptfläche, d. h. mit der Fibrillenkreuzung, ein schuppiges Aussehen zeigt; im Querschliff parallel zu den Anwachsstreifen: A_2 und J_2, im Querschliff senkrecht zu den Anwachsstreifen: A_1 und J_1. Wegen ihrer

starken Lichtbrechungsverhältnisse sind die Innenschichten nur sehr schwer zu beobachten, eine Fibrillenkreuzung tritt klar zu Tage,

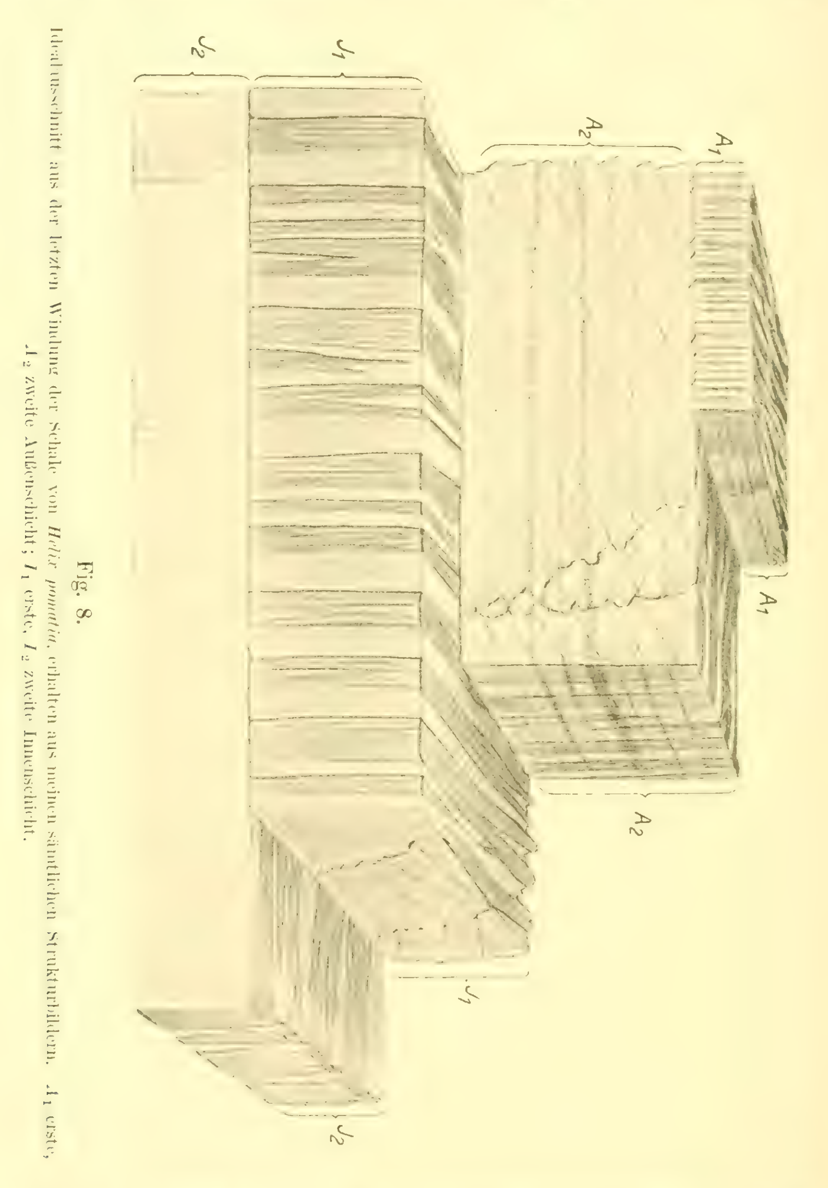


Fig. 8.

Idealausschnitt aus der letzten Windung der Schale von *Helix pomatia*, erhalten aus meinen sämtlichen Strukturbildern. A_1 erste, A_2 zweite Außenschicht; I_1 erste, I_2 zweite Innenschicht.

Fibrillen sind stets vorhanden, eine Zusammensetzung aus Fibrillenbündeln ist weniger deutlich, oft gar nicht, zu erkennen als in den Außenschichten (A_1 und A_2).

Nun sind noch die Schliffe und Bruchstücke zu beschreiben, die zur Annahme jener an der Hand der Schemata und des Idealausschnittes erläuterten Struktur führten.

Einen Schliff parallel den Anwachsstreifen stellt Fig. 9 dar, einen Schliff senkrecht zu den Anwachsstreifen dagegen Fig. 10.

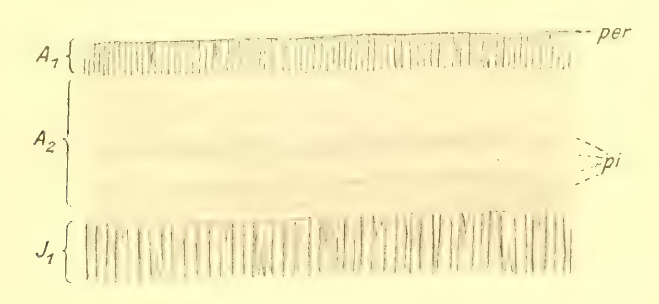


Fig. 9.
Querschliff durch die letzte Windung parallel den Anwachsstreifen. Vergr. 100×. *pi* Pigmentstreifen; *per* Periostracum; A_1 erste, A_2 zweite Außenschicht; I_1 erste Innenschicht.

Beide Querschliffe habe ich schon an andrer Stelle ausführlicher besprochen. Beide Schliffe zeigen oben das Periostracum (*per*) als dünnen Streifen, darunter liegen je drei Kalkschichten, zwei Außenschichten (A_1 und A_2) und eine Innenschicht J_1. Die erste Au-

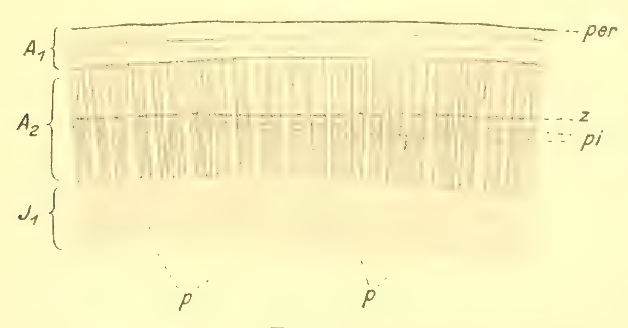


Fig. 10.
Querschliff durch die letzte Windung senkrecht zu den Anwachsstreifen. Vergr. 100×. *per* Periostracum; *pi* Pigmentstreifen; *z* Zuwachslinie, *p* angeschliffene Platten; A_1 erste, A_2 zweite Außenschicht; I_1 erste Innenschicht.

ßenschicht A_1 ist in Fig. 9 prismatisch strukturiert, in Fig. 10 dagegen bandartig, zeigt hier links etwas fibrilläre Struktur. Die zweite Außenschicht A_2 besitzt in Fig. 9 gekreuzte Fibrillen, in Fig. 10 dagegen scheinbar prismatischen Bau, wobei ähnlich wie in A_1 in Fig. 9 die

prismatischen Gebilde abwechselnd hell und dunkel erscheinen, was hervorgerufen wird durch den verschiedenen Verlauf der Fibrillen in den Platten, die sich in den prismatischen Gebilden in ihren Querschnitten zeigen. Die Fibrillenkreuzung zeigen die Platten auf ihren Hauptflächen. Pigmentkörner (*pi*) sind streifenartig in der Schicht A_2 abgelagert. In Fig. 10 ist in A_2 noch eine Zuwachs- oder Trennungslinie (*z*) zu beobachten, die ich später noch an andern Schliffen näher beschreiben werde. Die erste Innenschicht J_1 bietet im Prinzip dieselben Bilder wie A_1 in beiden Figuren. Ihre starke Lichtbrechung unterscheidet sie von den beiden andern, in *p* (Fig. 10) sind sie zusammensetzende Platten angeschliffen. Beide Schliffbilder fin-

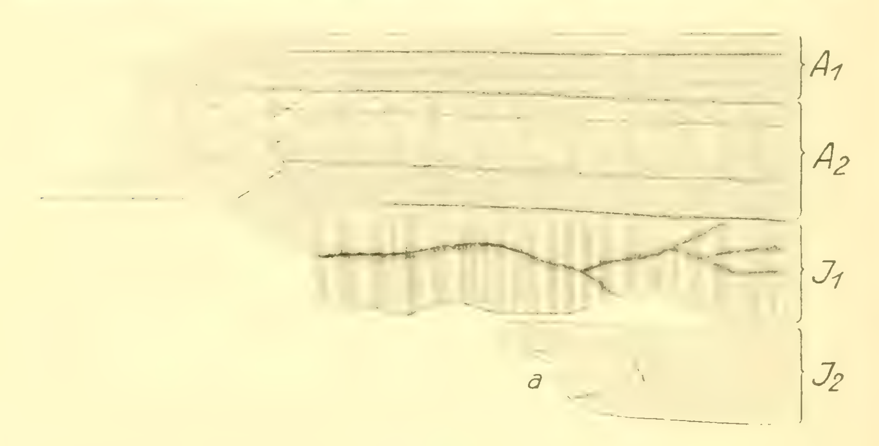


Fig. 11.
Schliff durch die erste Schalenwindung parallel den Anwachsstreifen. A_1 erste, A_2 zweite Außenschicht; I_1 erste, I_2 zweite Innenschicht. Bei *a* eine Platte mit Fibrillen sichtbar. Vergr. 135 ×.

den wir auch im Idealausschnitt, Fig. 9 auf den vorderen langen Seitenflächen, Fig. 10 auf den kurzen Seitenflächen. Es fehlt eben nur die zweite Innenschicht J_2. Diese ist auf dem Querschliff, parallel den Anwachsstreifen, in Fig. 11 zu sehen. Hier ist kein Periostracum vorhanden, die erste Außenschicht A_1 ist scheinbar prismatisch. Die zweite Außenschicht A_2 zeigt, da viele Platten angeschliffen sind, ein schuppiges Aussehen. Links sind zwei Platten, die eine ragt unter der andern hervor, mit Fibrillenbündeln, scharf ausgezogen, und Fibrillen zu erkennen. Die untere Hälfte der Schicht zeigt Pigmentkörner. Die erste Innenschicht J_1 ist scheinbar prismatisch strukturiert, sie zeigt dunkle Risse und Sprünge. Durch das Schleifen hat sich die zweite Innenschicht J_2 etwas von ihr abgehoben, die wieder-

um gekreuzte Fibrillen zeigt, an einer Stelle links, bei *a*, sind die Fibrillen einer Platte allein zu sehen. Es fällt hier auf, daß der Kreuzungswinkel der Fibrillen viel kleiner ist als der der Fibrillen in der zweiten Außenschicht A_2, und daß auch die Fibrillen der Innenschichten viel feiner entwickelt sind als die der Außenschichten.

B. Die Struktur der beiden Außenschichten.

Interessant ist es, daß, wenn beim Schleifen ein Schalenstück zerreißt, stets die beiden Außenschichten zusammenhalten, die Innenschichten dagegen abspringen, so daß die beiden Außenschichten für sich abgebildet werden (Fig. 12, 13 und 14). An dem Schliff in Fig. 12, parallel den Anwachsstreifen geschliffen, bemerken wir eine scharfe Grenze zwischen den beiden Außenschichten (A_1 und A_2), nur hin und wieder ist ein zahnartiger Einsatz zu beobachten. Die zweite Außenschicht A_2 besteht hier aus zwei übereinanderliegenden Platten, rechts unten bei *a* ragt die eine hervor; Fibrillenbündel und Fibrillen sind deutlich zu erkennen. Charakteristisch für A_2 sind die starken Pigmentstreifen (*pi*). Die Trennungs- oder Zuwachslinie (*z*) durchzieht wie ein feiner Messingdraht die Schicht. Durch ihre Schärfe ist sie deutlich von Pigmentstreifen zu unterscheiden. Ich bezeichne sie deshalb als Trennungslinie, weil zuerst in ihr ein Zerreißen der Schicht eintritt, wie es deutlich Fig. 13 zeigt. Es müssen sich die einzelnen Lagen der zweiten Außenschicht A_2, in der Fig. 13 sind es drei, durch ihre physikalischen Verhältnisse unterscheiden. Einen solchen Unterschied kann ich mir so erklären, daß die verschiedenen

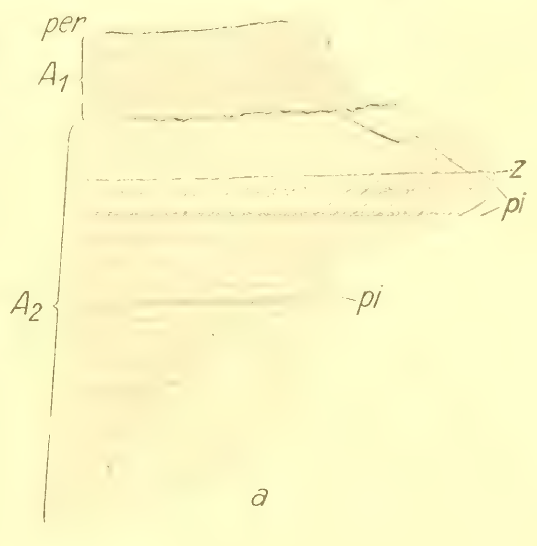


Fig. 12.

Bruchstück eines Schliffes parallel den Anwachsstreifen. A_1 erste, A_2 zweite Außenschicht; *z* Zuwachslinie; *per* Periostracum; *pi* Pigmentstreifen. Bei *a* Platte mit Fibrillenbündeln und Fibrillen. Vergr. 187×.

Lagen zu verschiedenen Zeiten entstanden sind, daß also die Trennungslinien (*z*) die Grenzen des jeweiligen Zuwachses angeben, weshalb ich diese auch als Zuwachslinien bezeichnet habe. In Fig. 13 geht der Schliff, da senkrecht zu den Anwachsstreifen geführt, durch letztere, die sich als Erhebungen (*a*) in der Schicht A_1 erkennen lassen. In den Erhebungen scheint besonders viel Pigment angehäuft zu sein. Die Natur der Streifen, die hier die Schicht A_1 durchziehen, ob sie

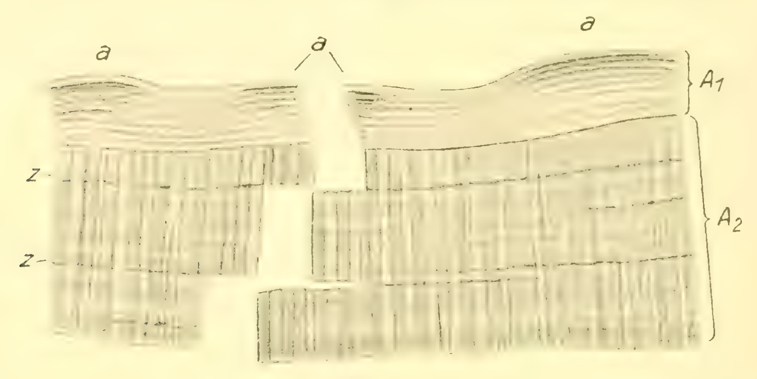


Fig. 13.
Schliff senkrecht zu den Anwachsstreifen (*a*) in den Zuwachslinien (*z*) zerrissen. A_1 erste, A_2 zweite Außenschicht. Vergr. 64 ×.

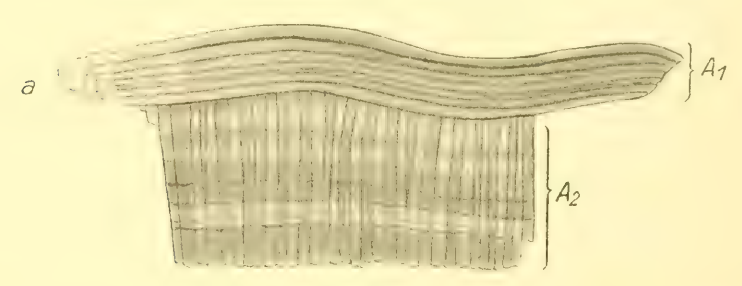


Fig. 14.
Bruchstück eines Schliffes senkrecht zu den Anwachsstreifen. A_1 erste, A_2 zweite Außenschicht. Vergr. 64 ×.

Pigmentstreifen oder Trennungslinien vorstellen, ist wegen der Dicke des Schliffes nicht näher anzugeben. Das Schliffbruchstück in Fig. 14 bietet im wesentlichen dasselbe wie der Schliff in Fig. 13. Ich bitte hier, in Fig. 14, für meine späteren Ausführungen die Krümmungen einiger scheinbar prismatischen Gebilde der zweiten Außenschicht A_2 zu beachten. Bei den beiden Schliffen in Fig. 13 und 14 fällt das abwechselnde Hell und Dunkel der scheinbar prismatischen Gebilde auf,

bewirkt dadurch, daß in zwei benachbarten prismatischen Gebilden (Platten!) sich die Fibrillen kreuzen.

Fig. 15 zeigt das linke Ende der Schicht A_1 in Fig. 14 bei stärkerer Vergrößerung. Auch diese Schicht zeigt eine Zusammensetzung aus in der Figur übereinanderliegenden Platten, die sich aus Fibrillenbündeln und diese wieder aus Fibrillen zusammensetzen. Besonders klar ist dies bei *b* und an den angeschliffenen Platten zu sehen, die so der Schicht ein etwas schuppiges Aussehen verleihen. Trennungslinien oder Zuwachslinien sind ebenfalls zu beobachten. Auf einem Schliff parallel zu den Anwachsstreifen werden die Platten der Schicht A_1 quer getroffen, d. h. die Schicht erscheint, wie wir es aus den Fig. 9, 11 und 12 wissen, prismatisch. Bei stärkerer Vergrößerung, wie es Fig. 16 zeigt, bemerken wir jedoch, daß die Platten miteinander anastomosieren,

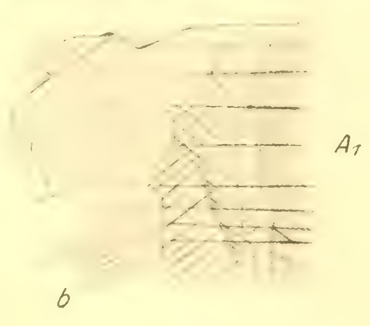
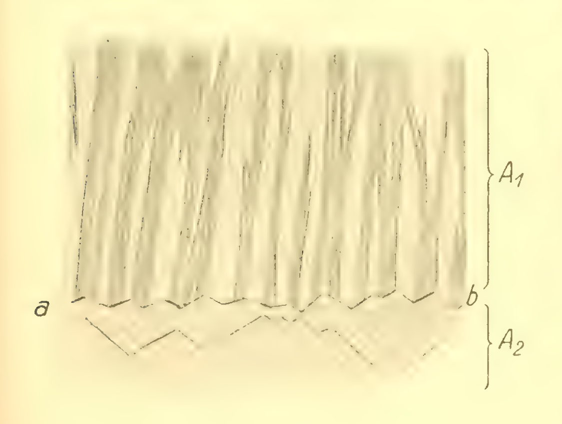


Fig. 15.
Stelle *a* des vorigen Präparates (Fig. 14) stärker vergrößert. Bei *b* Platte mit Fibrillenbündeln und Fibrillen. Vergr. 480 ×.



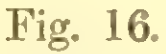


Fig. 16.
Stück eines Schliffes parallel den Anwachsstreifen. A_1 erste, A_2 zweite Außenschicht; *a b* Ansatzlinie. Vergr. 480 ×.

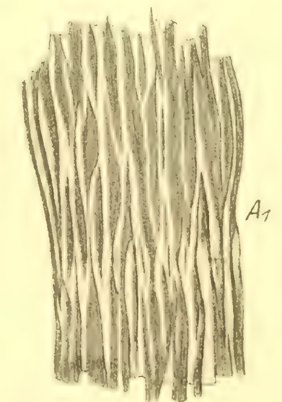


Fig. 17.
Flächenbild d. ersten Außenschicht (A_1). Vergr. 200 ×.

daß auch nicht alle die ganze Schicht durchdringen. Interessant ist die Stelle, längs *ab*, wo die erste Außenschicht A_1 der zweiten A_2 aufsitzt. Die Einsatzlinie *ab*, vgl. Idealausschnitt, ist zackig ge-

brochen; die Zacken besitzen meistens als Spitzenwinkel den Kreuzungswinkel der Fibrillen in der Schicht A_2.

Ein Flächenbild der ersten Außenschicht A_1, das Fig. 17 bietet, macht einen netzartigen Eindruck, es erinnert an die Rinde eines Weidenbaumes. Die Platten, hier von oben gesehen, sind abwechselnd hell und dunkel, letztere füllen die Maschen des Netzes aus. Die Platten laufen parallel der Spiralwindung des Gehäuses, senkrecht also zu den Anwachsstreifen. Nach dem Aussehen der Schicht A_1 in der Fläche, wie hier, bezeichnet BIEDERMANN die erste Außenschicht, die er am wachsenden Schalenrand mit polarisiertem Licht untersucht hat, als Stalaktitenschicht.

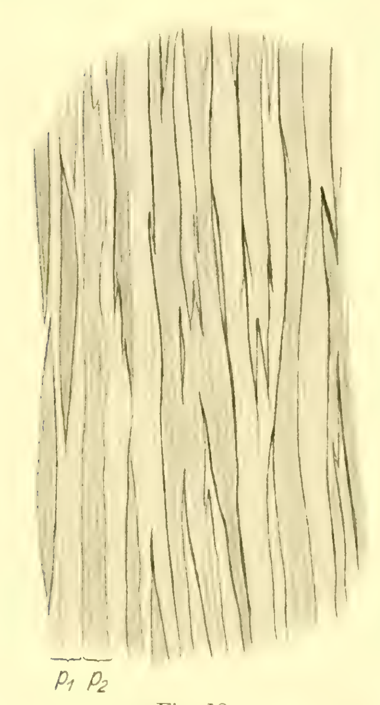


Fig. 18.
Flächenbild der zweiten Außenschicht (A_2).
Vergr. 200×.

Auf die erste Außenschicht A_1 folgt, wie schon BIEDERMANN mitteilt, etwas weiter vom wachsenden Schalenrand entfernt, eine zweite ähnliche Stalaktitenschicht A_2, die sich von der ersten dadurch unterscheidet, daß ihre Platten senkrecht zu deren Platten gerichtet sind.

Eine Flächenansicht der zweiten Außenschicht A_2 gibt Fig. 18 wieder. Das Präparat erhielt ich als Bruchstück einer weißen Schale (Fig. 6). Unter dem Mikroskop erkannte ich daran noch eine dünne Lage der zweiten Außenschicht, die darunter gelegene Schicht war schon Innenschicht. Die Platten, die, wie ich vorwegnehmen muß, auch hier die Schicht zusammensetzen, erstrecken sich bandartig, zerfasern sich, laufen an den Enden spindelförmig zu, sind stark ineinander verkeilt. Die Platten, z. B. p_1 und p_2, zeigen geringen Helligkeitsunterschied. Eine feine, gestichelte Faserung ist auch zu beobachten, was jedenfalls durch das Eindringen von Säure bewirkt sein mag. Einen prachtvollen Einblick in die fibrilläre Struktur der zweiten Außenschicht gewährt Fig. 19. Dieses Bild erinnert lebhaft an ähnliche Bilder von v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN für *Strombus gigas* und von

Biedermann für *Mitra cucumerina.* Wir sehen hier die Seite *cdef* des Anhangsstückes der Schicht A_2 im Schema, Fig. 7, vor uns in Wirklichkeit, in der Schalenstruktur. Das Bruchstück, von dem die Abbildung stammt, sieht im Prinzip genau so aus wie jenes Anhangsstück *ABCD* im Schema (Fig. 7). Es sind die das Bruchstück zusammensetzenden Platten abwechselnd, die einen (*a*) parallel ihrer Fibrillen, die andern (*b*) senkrecht zu ihren Fibrillen getroffen. Die Platten (*a*), parallel zu ihren Fibrillen getroffen, sind hellglänzend, zeigen feine Fibrillen. Die senkrecht getroffenen Fibrillen der andern Platten (*b*) treten im Bilde nur als Punkte hervor, die Fibrillenbündel als kleine Rechtecke. Die



Fig. 19.
Bruchfläche eines Stückes der zweiten Außenschicht. Die einen Platten (*a*) parallel ihrer Fibrillen, die andern (*b*) ungefähr senkrecht zu ihren Fibrillen getroffen. Vergr. 200 ×.



Fig. 20.
Querschliff parallel den Anwachsstreifen durch ein Stück der zweiten Außenschicht (A_2) in der Nähe des Ansatzes an die vorletzte Windung. Vergr. 166 ×.

Platten mit senkrecht getroffenen Fibrillen sind kürzer als die andern Platten, weil eben gerade am Bruchstück die Fibrillen am leichtesten herausgerissen werden, die senkrecht zur Bildebene verlaufen.

Das nächste Bild, Fig. 20, gibt nun eine Ansicht der Platten von A_2 von ihrer Hauptfläche. Der Schliff stammt aus der Nähe des Ansatzes der letzten Windung an die vorletzte; an dieser Stelle ist die Schale besonders dick und daher sind ihre Schichten, vor allem A_2, stark entwickelt. Die Elemente der Schicht A_2 sind verhältnismäßig viel größer als sonst; sind doch hier nur drei angeschliffene Platten abgebildet. Jede Platte besteht aus Fibrillenbündeln, scharf ausgezogen, plättchenartig. Jedes Fibrillenbündel splittert in Fibrillen auf. Da die Platten hier durchsichtig sind, wegen ihrer geringen Dicke, so kann man sich eine deutliche Vorstellung davon machen, wie sonst in den Querschliffen eine Fibrillenkreuzung zustande kommt. Die hier, Fig. 20, gegebene Abbildung erinnert mich lebhaft an von BIEDERMANN künstlich erzeugte Strukturen (Fig. 190 im Handbuch der vergl. Physiol.: Physiologie der Stütz- und Skeletsubstanzen), die BIEDERMANN als ähnlich der Blätterschicht der dickschaligen Gastropoden bezeichnet.



Fig. 21.
Räumliches Bild der zweiten Außenschicht (A_2). *a* Platten; bei *b* Flächenbild der darüberliegenden ersten Außenschicht (A_1). Näheres im Text. Vergr. 200 ×.

Einen geradezu idealen Einblick in die Struktur der zweiten Außenschicht A_2, in die Gastropodenschalenstruktur überhaupt, gewährte ein Schalenstückchen, das ich in ZENKERsche Lösung gelegt hatte, und von dem eine Stelle in Fig. 21 wiedergegeben ist. Als ich das Schalenstückchen nach einiger Zeit aus der Lösung nahm, bemerkte ich, daß zufällig die Auflösung so vor sich gegangen war, daß nur einige Stellen stumpf-keilförmig herausgelöst waren. Durch die günstige Lage des Objektes konnte man von oben schräg in die Platten hineinsehen und ihre Fibrillenstruktur beobachten, wie es ja auch Fig. 21 wiederzugeben sucht. Es greifen hier die Platten (*a*) wie die Finger zweier Hände ineinander. Ja einige Platten treten durch die benachbarten Platten hindurch, eine Platte (ganz rechts) nimmt die gegenüberstehende Platte gabelartig in sich auf. In sämtlichen Platten treten die Fibrillen auf, Fibrillenbündel sind nicht zu beobachten.

An der Hand dieses Bildes wird sich der Leser leicht die vorher von A_2 angeführten Flächen- und Querschliffsbilder vorstellen können. Über die Platten (oben bei *b* in der Figur) verlaufen die Platten der ersten Außenschicht A_1, dasselbe Flächenbild wie in Fig. 17.

Wie liegen nun die Platten der zweiten Außenschicht A_2 zu denen der darauffolgenden Schicht, der ersten Innenschicht (J_1)? Darauf antwortet uns Fig. 22, die ein Schalenbruchstück wiedergibt. Oben verlaufen die abwechselnd hellen und dunklen Platten, hier bandartig sich zeigend, der Innenschicht (J_1), die nur bei dunklem Gesichtsfeld zu zeichnen ist. Darunter ziehen die Platten der zweiten Außenschicht (A_2) hin, einen Winkel von ungefähr 90° mit denen der Innenschicht bildend.

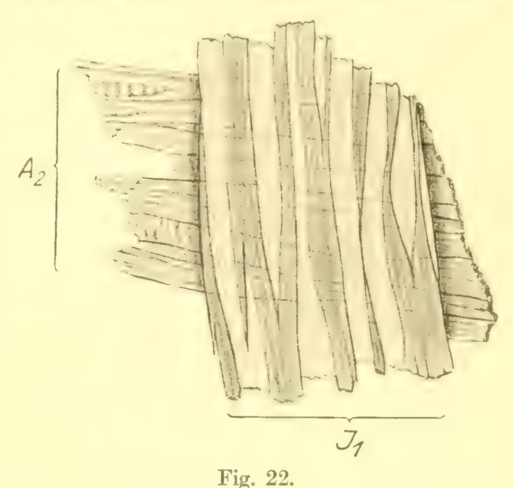


Fig. 22.
Bruchstück einer Schale, das die Lage der Platten der ersten Innenschicht (I_1) zu denen der zweiten Außenschicht (A_2) zeigt. Die Platten stehen senkrecht aufeinander. Vergr. 200 ×.

C. Die Struktur der Innenschichten.

Biedermann hat schon von der Innenschicht ein Flächenbild gegeben, das meiner Abbildung (Fig. 23) ähnelt, die die Flächenansicht eines Bruchstückes einer weißen Schale (Fig. 6) darstellt. Nur bei abgeblendetem Licht, also bei auffallendem Licht, ist ein Unterschied in der Fläche zu bemerken, wie es schon Biedermann mitteilt. Das ganze Bruchstück zeigt einen zarten, bläulichen Schimmer. Wir sehen abwechselnd helle und dunkle Bänder, als Ausdruck der die Schicht zusammensetzenden Platten, die eben mit ihrer Hauptfläche senkrecht zur Bildebene stehen. Auch hier zerfasern sich, und zwar besonders stark, die Platten, die oft miteinander anastomosieren. Sind zwei Innenschichten vorhanden, wie es bei ausgewachsenen Schalen der Fall ist, so bilden ihre Platten einen Winkel von ungefähr 90° miteinander, wie es deutlich am Idealausschnitt (Fig. 8) zu sehen ist.

Zwei Abbildungen der Hauptfläche von Platten der Innenschicht

geben die Fig. 24 und 25. Das Präparat der Fig. 24 fand ich neben den Bruchstücken einer weißen Schale. Oben an der Stelle der zakkigen Linie hat die zweite Außenschicht gesessen. Das Präparat zeigt deutlich sich kreuzende Fibrillen, die abgebrochen sind und nun schwarmartig herumliegen; es zeigte deutlich schon im gewöhnlichen Lichte Interferenzfarben, was vielleicht damit zusammenhängt, daß der Verband der Fibrillen durch Säure gelockert ist und diese nun als optisches Gitter funktionieren. Ein Bild der Innenschicht in einem Querschliff gibt Fig. 25 wieder, der Einfachheit halber sind die übrigen Schichten weggelassen. Wir sehen hier wieder übereinanderliegende Platten mit spitzwinkliger Fibrillenkreuzung. Die Fibrillen sind jedoch in den Innenschichten sehr schwer zu beobachten wegen des starken Lichtbrechungsvermögens. Wie man schon aus diesem Bild ersieht, läßt sich die Innenschicht sehr schwer schleifen, sie zerreißt meistens, ehe die notwendige Dünne erreicht ist.



Fig. 23.
Flächenbild der Innenschicht an einem Bruchstück einer weißen Schale bei abgeblendetem Licht. Vergr. 200×.

An einem Bruchstück einer weißen Schale (Fig. 26) konnte ich jene Strukturverhältnisse beobachten, wie sie Fig. 19 für die zweite Außenschicht A_2 gibt und wie sie in der Fläche *cdef* des Anhangsstückes im Schema Fig. 7 vorhanden sind. Wegen der starken Lichtbrechung ist das Bild nicht so scharf und klar wie das der zweiten Außenschicht A_2 in Fig. 19. Dazu kommt noch, daß, wie aus den Flächenbildern (Fig. 18 und Fig. 23) zu erschließen ist, die Platten der Innenschichten sich mehr verzweigen, mehr zerfasern, wodurch in Fig. 26 etwas Unregelmäßiges hereinkommt. Es sind hier also die einen Platten parallel ihren Fibrillen, die benachbarten Platten ungefähr senkrecht zu ihren Fibrillen getroffen, denn im allgemeinen ist der Fibrillenkreuzungswinkel der Innenschichten stark spitzwinklig,

so daß, wenn die einen Platten parallel ihren Fibrillen getroffen sind, die benachbarten Platten nicht direkt ihre Fibrillenquerschnitte

Fig. 24.
Platten der Innenschicht in ihren Hauptflächen (gekreuzte Fibrillen). Vergr. 200 ×.

zeigen können, sondern daß sich solche Platten durch ihr mattes, dunkles Aussehen auszeichnen.

D. Die Ergebnisse im Vergleich mit den Untersuchungen von Biedermann.

Ein Ergebnis meiner Untersuchungen besteht in dem Nachweis, daß sich unsre Weinbergschnecke in ihrer Schalenstruktur vollkommen den Meeresgastropoden anschließt. Die Schichten setzen sich aus Platten zusammen und diese wieder aus Fibrillen, dem letzten Bauelement. Die Zusammenfassung einer Anzahl von Fibrillen zu Fibrillenbündeln konnte ich deutlich in den beiden Außenschichten beobachten.



Fig. 25.
Stück der zweiten Innenschicht (I_2) aus einem Querschliff parallel den Anwachsstreifen. Vergr. 200 ×.

Fig. 26.
Bruchfläche eines Innenschichtbruchstückes; die Platten abwechselnd parallel und ungefähr rechtwinklig zu ihren Fibrillen getroffen. Vergr. 200 ×.

Biedermann hat als erster und einziger Abbildungen der Schalenstruktur von *Helix pomatia* gegeben und zwar ein Stück des wachsenden Schalenrandes, d. h. also die erste Außenschicht von der Fläche betrachtet und einen Flächenschliff durch die eine Innenschicht. Aus dem Verhalten dieser Präparate zwischen gekreuzten Nicols schloß Biedermann auf die etwa vorhandene Struktur. Meine Untersuchungen beweisen vollkommen die von ihm aufgestellte Vermutung betreffs der Struktur. Am ausführlichsten hat Biedermann das Innenschichtpräparat untersucht. Ich gebe am besten seine eigene Darstellung der betreffenden Strukturverhältnisse hier wieder: »Zwischen gekreuzten Nicols entsteht bei Schräglage des Präparates, wobei die Bänder unter einem Winkel von etwa 45° geneigt stehen, ein außerordentlich zierliches Bild, indem je zwei helleuchtende Züge durch einen vollkommen dunklen Zwischenraum getrennt erscheinen. Bei Drehung des Objekttisches verdunkeln sich die hellen Bänder, ohne daß sich die dunklen aufhellen. Die einen verhalten sich dauernd wie eine isotrope, die andern ebenso dauernd wie eine anisotrope Substanz. Da es keinem Zweifel unterworfen sein kann, daß beiderlei Gebilde im wesentlichen aus kohlensaurem Kalk bestehen, so kann der erwähnte optische Unterschied natürlich nur in einer besonderen Struktur bzw. in einer besonderen Lage und Anordnung der kleinsten Teilchen gesucht werden. Durch Wegätzen der äußeren Schichten mittels Säure kann man unter Umständen ganz außerordentlich dünne Lamellen der innersten Schalenschicht gewinnen. Wendet man dann ganz starke Vergrößerungen an, so läßt sich bei günstiger Beleuchtung hier und da ganz unzweifelhaft eine feine, der Achse der Bänder parallele Längsstreifung an jenen Elementen erkennen, welche zwischen gekreuzten Nicols hell erscheinen. Es macht ganz den Eindruck, als ob jedes »Band« wieder aus feinsten Kalkfäserchen zusammengesetzt wäre; und wenn dies auch vielleicht im vorliegenden Falle bezweifelt werden könnte, so werden wir später doch ganz analoge Strukturen — Biedermann meint die Strukturen der Meeresgastropoden — zu besprechen haben, wo jeder Zweifel an dem Vorhandensein eines faserigen Baues ausgeschlossen erscheint. Da sich nun jedes einzelne Kalkfäserchen, dessen kristallinische Natur wohl als sicher gelten darf, optisch wie ein Kalkspatprisma verhalten wird, so würde sich das oben geschilderte Verhalten eines Flächenschliffes durch die Bänderschicht im polarisierten Lichte in einfachster Weise erklären, wenn man annehmen dürfte,

daß die Achsen der Kalkfäserchen in je zwei benachbarten Elementen senkrecht aufeinander stehen, so daß die Richtung der Faserung in den stets dunkel bleibenden Bändern der Achse des Mikroskops parallel verliefe und im Flächenschliffe an den betreffenden Stellen nur Faserquerschnitte vorlägen.«

Ein Blick auf meine Fig. 23, 24, 25 und 26, die Abbildungen der Innenschicht oder Bänderschicht bieten, wird uns von der Richtigkeit und der Berechtigung von BIEDERMANNS Vermutung überzeugen; zu ergänzen ist nur, daß der Kreuzungswinkel der Fasern oder Fibrillen kein rechter, sondern ein spitzer Winkel ist.

Für die erste Außenschicht A_1, die »Stalaktitenschicht«, hat BIEDERMANN ähnliche, kurze Angaben gemacht, die mit meinen morphologischen Ergebnissen übereinstimmen. Ich kann daher vollständig BIEDERMANN zustimmen, wenn er schreibt, »daß in allen wesentlichen Punkten eine völlige Übereinstimmung im Bau der äußeren ‚faserigen' Kalkschichten und der inneren ‚Bänder'- oder richtiger Blätterschicht der *Helix*-Schale besteht«. Dem Nachsatz, »und daß es sich eigentlich nur um allerdings sehr erhebliche Größenunterschiede der einzelnen Elemente handelt«, kann ich nur beipflichten, wenn ich, wie es BIEDERMANN jedenfalls auch getan hat, die erste Außenschicht A_1 mit den Innenschichten J_1 und J_2 vergleiche. Für die zweite Außenschicht A_2 ist das weniger der Fall; ihre Platten gleichen in der Dicke meistens denen der Innenschichten, siehe Idealausschnitt, Fig. 8, wenn ich auch hier gleich betonen möchte, daß ein eigentlicher Maßstab hierfür nicht vorhanden ist, vielmehr variiert die Größe und Stärke der Strukturelemente selbst in derselben Schicht derselben Schale. Meistens besitzen jedoch die Platten der zweiten Außenschicht die größten Hauptflächen (Breite × Länge), so daß alle andern Schichten gegen diese Schicht zurücktreten, siehe Fig. 8.

E. Mechanische Verhältnisse in der Schalenstruktur von Helix pomatia.

In diesem Abschnitte sollen einige Schliffe beschrieben werden, an denen mir Strukturverhältnisse auffielen, die eine Erklärung durch spezielle mechanische Beanspruchung, meiner Ansicht nach, zulassen. Es handelt sich zunächst um Schliffe durch die Ansatzstelle der letzten Windung (*I*) an die vorletzte (*II*), wie Fig. 27 einen solchen darstellt; der Schliff ist natürlich parallel den Anwachsstreifen geführt. Die letzte Windung (*I*) zeigt zwei kräftig pigmentierte (dunkle) Schichten

(A_1 und A_2), darauf folgt eine prismatische Schicht (a), danach eine kleine pigmentierte und schließlich mehrere Lagen heller Innenschicht. Es fällt auf, daß hier mehr Schichten als gewöhnlich vorhanden sind. Einige Schichten der letzten Windung (I) setzen sich nach der Krümmung weiter fort, indem sie sich an die vorletzte Windung (II) an-

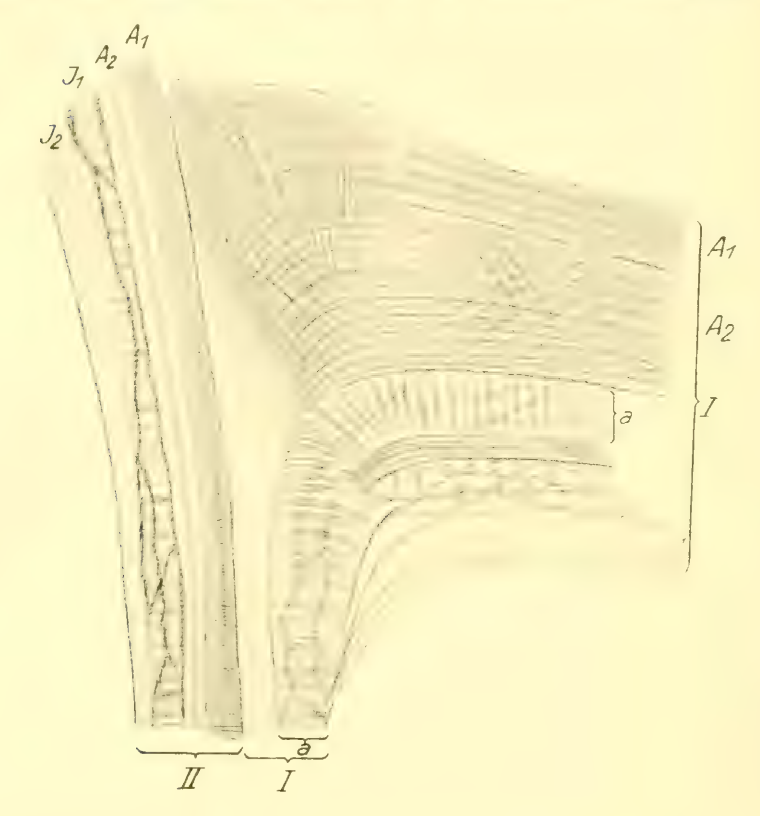


Fig. 27.

Querschliff durch den Ansatz der letzten Windung (I) an die vorletzte (II). A_1 erste, A_2 zweite Außenschicht; I_1 erste, I_2 zweite Innenschicht. a durch ihre mechanischen Verhältnisse auffallende Schicht. Vergr. 48×.

legen. Die Schichten der letzten Windung (I) gehen an der vorletzten Windung (II) weiter, nachdem sie vorher eine kräftige Krümmung erfahren haben. Eigenartig ist es, daß die beiden äußeren Schichten (A_1 und A_2) kein Pigment mehr besitzen von der Stelle ab, wo sie der vorletzten Windung (II) anliegen. Letztere besitzt eine Struktur, wie sie für einen Querschliff parallel den Anwachsstreifen typisch ist: zwei äußere Schichten A_1 und A_2 und zwei innere Schichten J_1

und J_2. Besonders fiel mir die Schicht *a* der letzten Windung (*I*) auf: ihre Plattenquerschnitte, in der Abbildung prismatisch, liegen sämtlich senkrecht zur Drucklinie, sie sind in die Richtung der Krümmungsradien der Biegungskurve eingestellt. Ihre Anordnung erinnert lebhaft an die Lage der Bogenbegrenzungssteine einer Steinbrücke.

Einen feineren Schliff durch die Ansatzstelle der letzten Windung an die vorletzte (*II*) bietet uns Fig. 28. Auffallend stark entwickelt ist das Periostracum (*per*) der vorletzten Windung (*II*); von der letzten Windung ist nur ein Stück der zweiten Außenschicht vor-



Fig. 28.
Ansatzstelle der letzten Windung an die vorletzte (*II*). *per* Periostracum; A_1 erste, A_2 zweite Außenschicht. Vergr. 166 ×.

handen, das über dem Periostracum ruht. Die vorletzte Windung (*II*) besitzt eine erste äußere, scheinbar prismatische Schicht A_1 und eine zweite äußere Schicht A_2 mit eigenartig gebogenen (vielleicht mechanisch bedingt!) Fibrillen.

Ein weiteres Bruchstück von demselben Schliff wie der Ansatz in Fig. 28 zeigt uns Fig. 29. Wir sehen hier ein Stück der zweiten Außenschicht, das nach der Ansatzstelle zu an Breite zunimmt. Unten im Bild verlaufen die sich kreuzenden Fibrillen geradlinig, nach oben, der Ansatzstelle zu, treten allmählich krummlinig gebogene Fibrillen auf. Diese Tatsache, diesen krummlinigen Fibrillenverlauf, konnte

ich an allen genügend dünnen Querschliffen durch die Ansatzstelle der letzten Windung an die vorletzte beobachten. Künstlich kann man diese Krümmung nachahmen, indem man sich auf einem Gummi sich kreuzende gerade Linien zeichnet; biegt man das Stück Gummi, so tritt jene charakteristische Fibrillenkrümmung auf, so daß ich vermute, daß jene Fibrillenkrümmung mechanisch bedingt ist infolge der Biegung der letzten Windung durch die Schwere des Gehäuses.

Fig. 29.
Bruchstück der zweiten Außenschicht (A_2) der letzten Windung aus der Nähe der Ansatzstelle. Krümmung der Fibrillen. Vergr. 200×.

Im Prinzip gleicht der Schicht *a* in Fig. 27 die zweite Außenschicht A_2 in Fig. 30, die einen Schliff senkrecht zu den Anwachsstreifen darstellt. Der Schliff geht hier durch eine pathologische Änderung, eine starke Knickung der Schale, bewirkt jedenfalls durch äußere Einflüsse. Auch hier sind die Plattenquerschnitte von A_2, prismatisch, senkrecht zur Drucklinie gerichtet. Auch die Schliffe in Fig. 14 bzw. Fig. 31 zeigen ähnliche Verhältnisse von A_2 bzw. A_4.

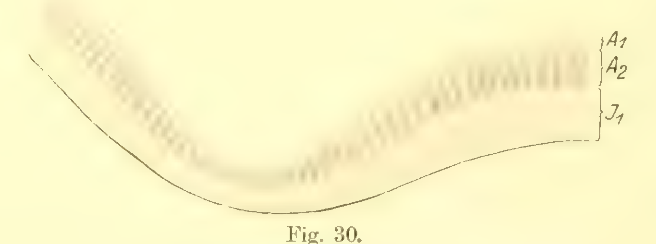


Fig. 30.
Querschliff, senkrecht zu den Anwachsstreifen, durch eine Einknickung in der Schale. A_1 erste, A_2 zweite Außenschicht, deren mechanische Verhältnisse auffallen; I_1 erste Innenschicht. Vergr. 40×.

Ich habe in diesem Abschnitt nur angedeutet, welche Bildungen in der Schalenstruktur etwa besonderen mechanischen Verhältnissen

entsprechen können. Es müßte dieses Problem mit Hilfe von Versuchen noch näher untersucht werden, mit Aussicht auf Erfolg jedenfalls an den grob strukturierten Gehäusen der Meeresschnecken. Ich hoffe jedoch, einen Beitrag zur mechanischen Auffassung gewisser Verhältnisse der Gastropodenschalenstruktur geliefert zu haben, und glaube somit die Ansicht BIEDERMANNS unterstützen zu können: »Es bedarf kaum eines Hinweises, daß es sich in allen diesen Fällen um funktionelle Strukturen im Sinne von ROUX handelt, welche sich in Anpassung an die im gegebenen Falle wirkende mechanische Beanspruchung entwickelt haben.«

6. Schalenperlenartige Bildungen.

Angeregt durch die im hiesigen Institut ausgeführten Perlenuntersuchungen von RUBBEL und ALVERDES, suchte ich festzustellen,



Fig. 31.
Schliff durch eine Schalenperle; siehe Text. A_1 erste, A_2 zweite, A_3 dritte, A_4 vierte, A_5 fünfte Außenschicht; I Innenschicht. Vergr. 30×.

ob nicht unsre Weinbergschnecke dazu befähigt ist, wenigstens Schalenperlen zu bilden, d. h. zwischen Schale und Mantel befindliche Fremdkörper mit Schalenschichten zu überziehen und so unschädlich zu machen. So konnte ich denn auch beobachten, daß erdige Teile in die Schale aufgenommen waren, an einem Schliff (Fig. 31) war sogar ein Schalenstückchen, wahrscheinlich von derselben Schale, aufgenommen. Die zweite Außenschicht A_2, hier scheinbar prismatisch, ist von zwei bandartigen Schichten A_1 und A_3 umgeben. In eine große Lücke der A_3-Schicht ist das Schalenstückchen eingelagert, rechts und links von ihm sieht man noch sphäritenartige Gebilde zu Ketten nebeneinander liegen. Unter der Schicht A_3 liegt eine kurz prismatische A_4 und darunter eine bandartige A_5. Die als bandartig bezeichneten Schichten zeigen bei stärkerer Vergrößerung Fibrillen-

kreuzung. Auf die Außenschichten, die an Zahl den Durchschnitt übertreffen, folgt die Innenschicht von nie beobachteter Stärke. Sechs Lagen lassen sich unterscheiden; bei gewöhnlichem Licht läßt sich nichts über ihre Struktur aussagen, nach dem Verhalten im polarisierten Licht vermute ich schräg angeschliffene, aus Fibrillen bestehende Platten.

Brachte ich durch eine künstlich hergestellte Öffnung in der letzten Schalenwindung Fremdkörper zwischen Mantel und Schale, so wurden diese in kurzer Zeit mit Schalenschichten überzogen. Mit Säure wurde zunächst eine Stelle der letzten Windung verdünnt, dann ein Loch gebrochen und durch dieses der Fremdkörper eingeschoben, dann die Umgebung des Loches mit Alkohol desinfiziert und schließlich kleine Verbandstreifen mit Collodium darübergeklebt. Die beigebrachten und nachher überzogenen Fremdkörper waren Fischchen, vorher in Alkohol konserviert, Schalenstückchen, Strohhalme. Das nebenan abgebildete Fischchen (Fig. 32) wurde in 14 Tagen überzogen. KORSCHELT hat eine ähnliche Abbildung von einer Perlmuschelschale mit überzogenem Fischchen gegeben. An *Haliotis* machte BOUTAN ähnliche Versuche, indem er eingeführte Kügelchen aus Perlmuttersubstanz von einer irisierenden Perlmutterschicht überziehen ließ. COOKE hat ein im Britischen Museum aufbewahrtes Stück Schale von *Helix rosacea* mit aufgenommenem Strohhalm abgebildet. Bekanntlich werden ja auch stehengebliebene Winterdeckelreste von Schalensubstanz überzogen und so der Schale einverleibt.

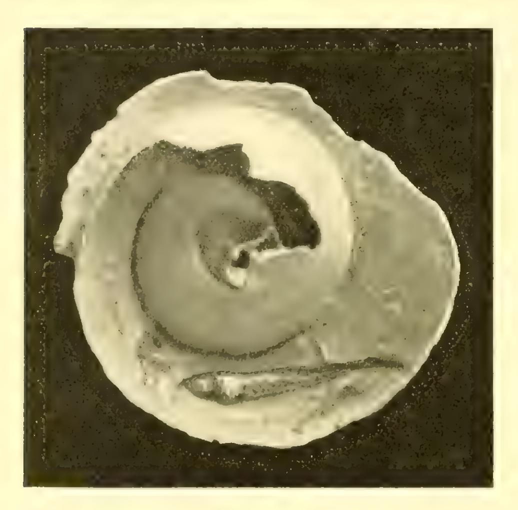


Fig. 32.
Schalenbruchstück mit überzogenem Fischchen. Vergr. 2 ×.

Ein Versuch, den ich mit den Schalen zweier Schnecken machte, spricht für eine außerordentliche Festigkeit von Regeneraten. Besonders ausführlich ist die Regenerationsfähigkeit der Gastropoden von TECHOW beschrieben worden. An zwei Schneckenschalen nahm ich entsprechende Stücke heraus, drückte die beiden Gehäuse an die-

sen Stellen fest zusammen, klemmte sie fest und ließ nun die Schnecken mehrere Wochen in dieser Stellung verharren. Das nun gebildete Regenerat hält beide Schnecken fest zusammen, sie leben scheinbar in Parabiose. Meist geht jedoch eine der Schnecken ein, so daß nachher die überlebende Schnecke das leere Haus der andern mit sich herumträgt. Eine solche Schnecke trug über 3 Monate ein leeres Haus, bis sie Anfang des Winters durch Erfrieren einging; die beiden übriggebliebenen Gehäuse zeigt in ihrer charakteristischen Lage Fig. 33.



Fig. 33.
Zwei durch gemeinsames Regenerat zusammengehaltene Schneckenschalen. Nat. Gr.

7. Chemische Zusammensetzung der Schale.

Nach Döring enthält die Schale von *Helix pomatia* (nach Bütschli auf zwei Dezimalen abgekürzt):

Kohlens. Kalk	97,57
Phosphors. Kalk	0,02
Kiesels. Kalk	0,20
Kohlens. Magnesia	0,08
Alkalien	0,11
Eisenoxyd	0,04
Manganoxydul	Spuren
Kali	Spuren
Strontium	Spuren
Organische Substanz	1,77.

Nach Bütschli ist die *Helix*-Schale ein Aragonitgebilde.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt, auf dessen Anregung ich diese Arbeit vornahm, für seine jederzeit bereite Unterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch den Herren Prof. Dr. C. Tönniges und Privatdozenten Dr. Harms bin ich für die Ratschläge, die sie mir während der Ausführung der Untersuchungen zuteil werden ließen, zu Dank verpflichtet.

Marburg i. H., Februar 1914.

Literatur.

1. Alverdes, F. Versuche über die künstliche Erzeugung von Mantelperlen bei Süßwassermuscheln. Zool. Anz., Bd. XLII. 1913.
2. K. Beck, Anatomie deutscher Buliminus-Arten. Diss. Jena 1912, auch Jenaische Ztschr. f. Naturw. Bd. XLVIII. 1912.
3. W. Biedermann, Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Jenaische Ztschr. Bd. XXXVI. 1901.
4. — Über die Bedeutung von Kristallisationsprozessen bei der Bildung der Skelette wirbelloser Tiere, namentlich der Molluskenschalen. Ztschr. f. allgem. Physiologie. Bd. I. 1902.
5. — Geformte Sekrete. Ebenda. Bd. II. 1903.
6. — Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen im Handbuch der vergl. Physiologie, herausgeg. von H. Winterstein.
7. Graf E. de Bournon, Traité complet de la chaux carbonatée et de l'aragonite. 3 vols. London 1808. Auszug von Nöggerath in Troschels Archiv f. Naturgesch. Jahrg. 15. 1849.
8. L. Boutan, Production artificielle des perles chez les Haliotis. Compt. rend. Acad. Paris. T. CXXVII. 1898.
9. J. S. Bowerbank, On the structure of the shells of molluscous and conchiferous animals. Transact. of the microsc. Soc. Vol. I. 1844.
10. Bütschli, O. Untersuchungen über organische Kalkgebilde. Abhdl. d. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. Math.-physik. Kl. N. F. 6. 1910.
11. — Referat über die Arbeit von Biedermann, Über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Zool. Centralblatt. VIII. Jahrg. 1901.
12. Cooke, Mollusca in The Cambridge Natural History.
13. A. Döring, Bemerkungen über die Bedeutung und Untersuchungen über chemische Zusammensetzung der Pulmonatenschale. Diss. Göttingen 1872.
14. W. Flössner, Zur Kenntnis der Schalenstruktur von Helix pomatia. Zool. Anz. Bd. XLIII. Nr. 10. 1914.
15. A. Jacobi, Anatomische Untersuchungen an malayischen Landschnecken (Amphidromus chloris u. A. interruptus). Arch. f. Naturgesch. LXI. 1896.
16. E. Korschelt, Perlen. Fortschritte der Naturwiss. Forschung (herausg. v. E. Abderhalden). Bd. VII. 1912.

17. E. Korschelt, Perlen und Perlenbildung. Im Handwörterbuch der Naturwissenschaften.
18. F. Leydig, Die Hautdecke und Schale der Gastropoden. Arch. f. Naturgesch. Bd. XLII. 1876.
19. Longe et Mer, De la formation de la coquille dans les Hélix. Compt. rend. Acad. Paris. T. XC. 1880.
20. Joh. Meisenheimer, Die Weinbergschnecke. Leipzig 1912.
21. A. Nalepa, Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. LXXXVII. 1883.
22. W. von Nathusius-Königsborn, Über die Hüllen, welche den Dotter des Vogeleies umgeben. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XVIII. 1868.
23. — Untersuchungen über nichtcelluläre Organismen. Berlin 1877.
24. R. Rassbach, Beiträge zur Kenntnis der Schale und Schalenregeneration von Anodonta cellensis. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. 1912.
25. G. Rose, Über die heteromorphen Zustände der kohlensauren Kalkerde. Abhandl. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1858.
26. A. Rubbel, Über Perlen und Perlenbildung bei Margaritana margaritifera. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XXXII. 1911.
27. H. Simroth, Mollusken in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches.
28. G. Techow, Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei den Gastropoden. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXXI. 1910.
29. T. Tullberg, Über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschale. Kongl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. Bd. XIX. 1882.

Versuch zu einem System der Monogonie im Tierreiche.

Von

Prof. Dr. **P. Deegener**

(Berlin).

Mit 1 Figur im Text.

Da jeder lebende Organismus dem Tode verfallen ist, muß dem Aussterben der Art dadurch vorgebeugt werden, daß ein ständiger, die Verluste an Individuen ausgleichender Ersatz stattfindet. Dieser Ersatz wird sichergestellt durch die Fortpflanzungsfähigkeit, die jedem Tiere (wie auch jeder Pflanze) normalerweise ursprünglich eigen ist. Abnorme Sterilität einzelner Individuen kommt vor, und daß secundär normale Unfähigkeit zur Fortpflanzung entstehen konnte, lehren u. a. die unfruchtbaren Weibchen der sozialen Hymenopteren.

Die Fortpflanzung führt zur Entstehung neuer artgleicher Individuen, die an Stelle der absterbenden Eltern die Art repräsentieren; es bedeutet also Fortpflanzung stets notwendig eine Vermehrung der Individuen mit Rücksicht auf alle bisher gewesenen Repräsentanten der Art. Wenn wir aber mit der Fortpflanzung in dem angedeuteten Sinne richtig den Begriff der Vermehrung verbinden, so muß man sich doch darüber klar sein, daß der noch lebende Bestand der Art, d. h. die Anzahl der tatsächlich vorhandenen Individuen, nicht notwendig durch die Fortpflanzung vermehrt wird. Es gibt vielmehr Fälle, in welchen eine Mutter nach ihrem Tode nur eine Tochter, ja es kommt vor, daß selbst ein Elternpaar nur einen einzigen Nachkommen hinterläßt, womit der Präsenzbestand der Art derselbe bleibt oder um die Hälfte sinkt. Der erstere Fall liegt z. B. da vor, wo die auf ungeschlechtlichem Wege von der Mutter produzierten Brutkörperchen (Gemmulae) nicht je einen neuen Schwamm aus sich hervorgehen lassen, sondern alle im Nadelskelet der abgestorbenen Mutter (*Spongilla lacustris* L., *Ephydatia fluviatilis* L.) verbleibend, im Frühjahre an Stelle ihrer Mutter nur einen neuen Schwamm bilden, indem ihr Inhalt zusammenfließt. (Vgl. G. Jaffé, Die Entwicklung von *Spongilla lacustris* L.

und *Ephydatia fluviatilis* L. aus den Gemmulae. Inaug.-Dissertat. Berlin 1912 u. Zool. Anz. Bd. XXXIX, S. 657.) Demselben Falle begegnen wir bei den hermaphroditischen Kettenformen der Salpen, indem hier, wo es sich um geschlechtliche Fortpflanzung handelt, jedes Tier nur ein einziges Ei produziert. — Die zweite Möglichkeit sehen wir da wirklich geworden, wo etwa ein Cladocerenweibchen zusammen mit einem Männchen nur ein einziges befruchtetes Dauerei (Latenzei) liefert, aus dem nur eine Tochter als Ersatz eines Elternpaares hervorgeht.

Natürlich kann eine Fortpflanzung ohne Vermehrung oder gar mit Verminderung des Präsenzstandes der Individuen in keinem Falle die einzige, herrschende und dauernde Form der Fortpflanzung sein, weil sonst infolge der Sterblichkeit, die überall aus den verschiedensten Ursachen einen beträchtlichen Prozentsatz der Einzeltiere in allen Altersstufen hinwegrafft, die Art in kurzer Zeit erlöschen müßte. Darum sehen wir in der Tat fast jede Mutter eine viel größere Anzahl von Nachkommen hervorbringen, als durch Generationen hindurch am Leben bleiben könnten, wenn auch nur mit Rücksicht auf den Raum, den die Erde ihren Bewohnern bietet. So wird durch die Fortpflanzung nicht nur der Verlust ausgeglichen, den der Tod der Eltern bedingt, sondern es werden so viele neue Individuen geschaffen, daß allen Ausfällen zum Trotze das Fortbestehen der Art in der Regel gesichert bleibt und diese nur verhältnismäßig selten und unter ganz besonders ungünstigen Bedingungen wirklich ausstirbt.

Aus dem Gesagten ergibt sich als allgemeiner Begriff der Fortpflanzung die Erzeugung neuer artgleicher Individuen oder Personen unter Vermehrung der Artrepräsentanten. Die Formen, unter welchen sich der Vorgang der Fortpflanzung vollzieht, die Mittel, deren sich die Natur bedient, um dem Tode der Art entgegenzuarbeiten, sind außerordentlich verschieden und sollen uns zum Teil im Folgenden beschäftigen.

Empirisch haben alle Formen der Proliferation eine Tatsache gemeinsam: jedes Individuum setzt die Existenz eines artgleichen Individuums voraus, von dem es abstammt. Es gibt also in der Erfahrung nur Elternzeugung (Tocogonie), die sich in dem Satze »omne vivum ex vivo« ausspricht. Die uns hier ausschließlich beschäftigende ungeschlechtliche Fortpflanzung (Monogonie) kann man eine Erzeugung ohne Zeugung nennen: denn mit dem Begriffe der Zeugung pflegen wir die Vorstellung zu verbinden, daß zwei Tiere (Männchen und Weibchen) in Tätigkeit treten, um ein neues kindliches Individuum entstehen zu lassen. Dies trifft aber für die ungeschlecht-

liche Fortpflanzung nicht zu, da hier nur ein (mütterliches) Individuum die Töchter hervorbringt. Diese Definition reicht aber noch nicht aus, denn auch auf geschlechtlichem Wege können Nachkommen erzeugt werden, ohne daß ein Elternpaar tätig sein muß, weil ja auch unbefruchtete Eier entwicklungsfähig sein können, und die Tochter dann nur eine Mutter, aber keinen Vater hat. Wesentlich zur Unterscheidung der Monogonie und Amphigonie ist die Tatsache, daß bei monogonischer Fortpflanzung keine Geschlechtszellen, vielmehr nur Körperzellen (somatische Zellen) beteiligt sind, während bei der amphigonischen Entstehung die individuelle Existenz des Kindes stets mit dem (befruchteten oder unbefruchteten) Ei (Metazoen) oder einer ihm äquivalenten Zelle (Protozoa), also einer Geschlechtszelle beginnt.

Es besteht eine entschiedene Neigung, die Monogonie mit Lang[1] und Kennel[2] als eine besondere Form der Regeneration anzusehen oder die Regenerationsfähigkeit als conditio sine qua non der monogonischen Vorgänge zu betrachten. Ich glaube, mit Unrecht. Unter Regeneration versteht man den Ersatz verloren gegangener Körperteile. Nun ist freilich ein Teilstück, eine abgeschnürte Knospe usw. in der Tat ein Stück der Mutter; aber es ist nicht durch einen äußeren Eingriff von ihr getrennt worden, und seine Sonderung bedeutet nicht immer einen Verlust und keine Verletzung der Mutter, welcher der Ersatz folgen muß. Die Regeneration als solche schafft niemals spontan ein neues Individuum, vielmehr kann ein solches nach künstlicher Halbierung oder Teilung in ungleiche Stücke höchstens dadurch entstehen, daß die Teilstücke sich auf Grund ihres Regenerationsvermögens wieder zu vollständigen Tieren ergänzen. Ist hier die Fortpflanzung accidentiell, so ist sie bei der Monogonie der charakteristische und wesentliche Vorgang, der mit einer Regeneration verbunden sein kann, aber nicht muß. Eine Hydrenknospe besaß bei ihrer Entstehung noch keine Tentakeln, hat diese also auch nicht verloren, und man kann nicht von einer Regeneration sprechen, wenn sie Tentakeln neubildet, um so die Gestalt der Mutter anzunehmen, die ebenfalls nicht in die Lage kommt, etwas regenerieren zu müssen, nachdem sich die Tochter abgelöst hat. Es gibt eine ganze Anzahl von Knospungsformen, bei welchen die Töchter neu geschaffen werden und in keiner Phase das Bild der Regeneration, des Verlustersatzes gegeben erscheint. Man tut also gut, beide Begriffe wohl auseinander

[1] Über den Einfluß der festsitzenden Lebenswesen auf die Tiere usw. Jena 1888.

[2] Über Teilung und Knospung der Tiere. Dorpat 1887.

zu halten und ihre Wesensverschiedenheit nicht dadurch zu verschleiern, daß man die Monogonie eine besondere Form der Regeneration nennt. Es ist doch ein Unterschied, ob ein Tier spontan zum Zwecke der Vermehrung Teilstücke bildet oder ob es, künstlich zerlegt, Verluste wieder ausgleicht, wobei aus einem Tiere mehrere werden können, also ganz secundär und mehr zufällig eine Vermehrung stattfindet. Im allgemeinen ist die Regeneration nur eine Reparatur des Individuums, steht aber nicht primär im Dienste der Arterhaltung.

Schon Seeliger hat sich gegen die Ableitung der Monogonie von der Regeneration ausgesprochen. Er sagt (Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1896, S. 52): »Die ursprünglichsten Regenerationserscheinungen bestehen lediglich in dem Ersatz verlorener Glieder, ohne daß die letzteren zu neuen Tieren sich regenerieren könnten. Es fehlt also in diesem Fall noch die Fortpflanzung durch Teilung, und gerade in diesem Unterschied liegt meines Erachtens ein so wesentlicher Gegensatz, daß es nicht angeht, ohne weiteres eine Zeugung durch Teilung aus einer einfachen Regeneration abzuleiten. Denn die Vorgänge sind weit entfernt, sich, wie Weismann meint, in eine kontinuierliche Reihe bringen zu lassen. Eine ganz allmählich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung immer mehr sich steigernde Regenerationsfähigkeit läßt sich sehr wohl begreifen, und es ist leicht vorstellbar, wie zuerst vielleicht nur die verletzte Schwanzspitze eines Wurmes sich neu bilden konnte, dann ein immer größerer Schwanzteil, bis endlich der Kopfabschnitt einen ganzen Hinterleib zu regenerieren vermochte. F o r t p f l a n z u n g d u r c h T e i l u n g setzt aber doch voraus, daß gleichzeitig der Hinterleib den vorderen regeneriert. Um zu verstehen, wie die Schwanzspitze allmählich die Fähigkeit erlangt habe, den gesamten Vorderleib zu regenerieren, muß man von einem solchen Anfangsstadium ausgehen, bei welchem es sich zunächst nur um die Regeneration verletzter Kopffragmente handelte. Es ist daher einleuchtend, daß die Entwicklung dieses Vermögens mit dem andern nicht nur nicht zusammenfallen konnte, sondern in selbständiger Reihe ganz unabhängig erfolgt sein mußte. Ich kann mir schwer vorstellen, wie diese beiden Fähigkeiten, die offenbar niemals gleichzeitig an denselben Tieren sich vervollkommnen konnten, dennoch in ein und demselben Individuum sich vereinigten. Es scheint mir daher die Zurückführung der Zeugungsteilung auf Regeneration kaum eine befriedigendere Erklärung zu bieten als die Auffassung, die ich hier vertreten habe und die die Teilungsfähigkeit als ein ursprüngliches Vermögen der ältesten und einfachsten Metazoen ansieht . . .

zu erwarten, daß ein häufig in Verlust geratener Körperteil allmählich die Fähigkeit gewinnen werde, zu einem neuen ganzen Organismus zu werden, scheint mir völlig aussichtslos.« —

Der Vorgang der Monogonie stellt sich formell als ein in verschiedenen Graden durchgeführtes Selbständigwerden von Teilstücken der Mutter dar, wobei die Mutter vorher über die für die Individuen der Art typische Größe hinausgewachsen sein kann, aber nicht muß. Die Monogonie als eine bloße Folge des Wachstums über die normale Größe hinaus anzusehen, geht deshalb nicht an, weil es Tiere gibt, die sich schon in der Jugend, also im Zustande des Nichterwachsenseins ungeschlechtlich fortpflanzen, eine Erscheinung, die uns auch bei der geschlechtlichen Fortpflanzung (als Neotenie, Pädogenese) begegnet. Als Beispiele seien folgende angeführt: bei einem von Metschnikoff beobachteten Hydroidpolypen (*Oceania armata* Kölliker) kann sich schon die Blastula als frühes Jugendstadium durch Teilung vermehren. Die Planula von *Chrysaora* zerfällt nach Busch (Beobachtungen üb. Anat. u. Entw. einig. wirbellos. Seetiere, Berlin 1851) durch Teilung in zwei Tochterplanulae (vgl. *K.* u. *H.*[1] Fig. 559A S. 513). Ist schon dieser letztere Vorgang jedenfalls als Knospung zu bezeichnen, so gibt es noch andre Fälle, in welchen die Knospenbildung schon im jugendlichen Zustande erfolgt. Dies lehrt *Haleremita cumulans* Schaudinn (von dem noch die Rede sein wird), wenn die von ihrer Mutter abgelösten Knospen schon vor der Tentakelbildung Enkelknospen hervorbringen, ja wir können es an jeder *Hydra* beobachten, sobald die von der Mutter noch nicht getrennte Knospe ihrerseits eine Tochter hervorsprossen läßt; und die archi- und paratomische Polytomie (vgl. diese!) beruhen geradezu darauf, daß die entstandenen Töchter sich schon vor ihrem Selbständigwerden und bevor sie erwachsen sind, wieder teilen und so Ketten jugendlicher, in Teilung begriffener Individuen (*Microstoma*) entstehen lassen, deren Personen weder erwachsen, noch über die normale Artgröße hinausgewachsen sind, wenn sie zur monogonischen Fortpflanzung schreiten. Für die ungeschlechtliche Vermehrung im Jugendzustande liefern auch die Tunicaten zahlreiche Beispiele (vgl. S. 593).

Der monogonische Prozeß kann mit einer Regeneration in verschiedener Weise verbunden sein. Beide sind im Tierreiche weit verbreitet. Wir begegnen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Protozoen, Poriferen, Cnidaria, Würmern, Bryozoen, Echinodermen und Tunicaten, Tierformen, welche zugleich über ein weitgehendes

[1]) Vgl. Anmerkung Seite 607.

Regenerationsvermögen zu verfügen pflegen. Bei den hochorganisierten Mollusken, Arthropoden und Wirbeltieren, die des Regenerationsvermögens keineswegs ganz entbehren, es vielmehr zum Teil in recht erheblichem Maße besitzen, fehlt gleichwohl diese Form der Fortpflanzung. Eine direkte Beziehung engerer Art zwischen Monogonie und Regeneration in ihrer Beschränkung auf gewisse Tiertypen läßt sich allein aus dem Vorkommen beider in den Kreisen des Tierreiches nur sehr allgemein erkennen. Das freilich haben ungeschlechtliche Vermehrung und Regeneration gemeinsam, daß mit beiden Wachstumsprozesse verbunden sind. Die Regeneration beruht auf der Fähigkeit des Wiederwachsen- oder Nachwachsenlassens, die Monogonie auf der Fähigkeit, Nachwuchs zu erzeugen. Wird letztere von der Regenerationsfähigkeit (als ihr vorausgehend) abgeleitet, so tritt als ihr wesentlicher Charakter die Vermehrung des Individuenbestandes hinzu. Daß die Produktionsfähigkeit (Propagation) und die Reproduktionskraft (Regeneration) dieselbe Wurzel haben, wird niemand leugnen; sie sind zwei verschiedene Äußerungen einer ihnen gemeinsamen Grundfähigkeit des Organismus, ohne doch voneinander abgeleitet werden zu können. Produktionsfähigkeit mußte jeder Organismus haben, wenn er überhaupt am Leben bleiben sollte, Reproduktionsfähigkeit verlorener Teile dagegen nicht. Wenn daher die eine die andre voraussetzen soll, so geht die Produktionsfähigkeit in ihrer Wirkung voraus; denn erst was sie produziert hat, kann verloren gehen und reproduziert werden. Die Monogonie erscheint demnach wesentlich als Produktion (Propagation), der, wenn sie durch die frühzeitige Abtrennung der Tochter zu einer noch nicht abgeschlossenen wird, eine unter dem Bilde der Regeneration erscheinende nachträgliche Produktion bis zur Komplettierung folgt[1].

Es ist bemerkenswert, daß monogonische Fortpflanzung nur bei Parasiten und Wasserbewohnern vorzukommen scheint. Das hierin liegende Problem soll an dieser Stelle nicht behandelt werden. Ferner sind es vorwiegend die sessilen Tiere, welche zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung neigen (Spongien, Hydrozoen, Scyphozoen, Anthozoen, Bryozoen, Ascidien), denen wir die Parasiten angliedern können, weil ihre Lebensweise vielfach den Charakter der Sessilität trägt. Ähn-

[1]) Wenn eine Planarie an künstlichen Wundstellen überzählige Kopf- und Schwanzenden produziert, so kann dieser Vorgang unmöglich als Regeneration bezeichnet werden, und Loeb hat vollkommen Recht, wenn er für »irrtümliche« Neubildungen auch einen anderen Ausdruck wählt, indem er sie Heteromorphosen nennt.

liches gilt auch für andre monogonisch fortpflanzungsfähige Lebewesen, von denen Lang (Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXVIII. N. F. 31. 1903) sagt: »Die festsitzende Lebensweise ist nicht scharf unterschieden von der Lebensweise der tubicolen und solcher Tiere, die in Gängen, Löchern, Spalten, Ritzen des Gesteins, in abgestorbenen Röhren und Gehäusen andrer Tiere, im Kanalsystem von Schwämmen, in den Schlupfwinkeln der Korallenbänke usw. sich aufhalten, ohne fest und untrennbar mit der Wohnstätte verkittet zu sein. Die Sylliden zeigen viele Beispiele solcher quasi-sedentären Tiere, die sich durch ungeschlechtliche Fortpflanzung vermehren. Eine mit dieser letzteren nahe verwandte biologische Gruppe ist die der limicolen Tiere, die im Schlamme, Sande, Mull und Detritus ein mehr oder weniger verborgenes heruntergekommenes Dasein fristen. Zu dieser Gruppe gehören diejenigen Oligochaeten und Turbellarien, die sich durch die Fähigkeit ungeschlechtlicher Fortpflanzung auszeichnen.«

Allerdings sehen wir, daß wenigstens bei den Protozoen ungeschlechtliche Vermehrung auch bei solchen Tierformen vorkommt, die von sessilen Vorfahren abzuleiten wir kein Recht haben, und daß somit bei vielen frei schwimmenden einzelligen Tieren diese Fortpflanzungsart herrscht, die bei den frei schwimmenden Metazoen, die keine sessilen Ahnen haben, stark zurücktritt. Es braucht hier nur an die Ciliaten erinnert zu werden, bei welchen die Sessilität secundär ist. Auch die Sarcodina liefern hierfür Beispiele. Hinsichtlich der Flagellaten kann man vielleicht in Zweifel sein, doch treten hier, wie auch bei den Metazoen (z. B. *Cristatella*, *Siphonophora*) frei bewegliche, durch ungeschlechtliche Vermehrung entstandene Tierstöcke auf (*Synura*, *Volvox*, *Dinobryon* u. a.). Wenn auch die Sessilität unzweifelhaft die monogonische Fortpflanzung begünstigt, so ist diese doch nicht an sessile oder sozusagen sessile oder an freie von sessilen abstammende Tiere gebunden, wie andrerseits die Sessilität keineswegs immer zu dieser Fortpflanzungsart geführt hat (Cirripedien, sessile Rotatorien), ebensowenig wie der Parasitismus (Nematoden, Trematoden, parasitäre Crustaceen).

Über die Bedeutung der ungeschlechtlichen Vermehrung ist mehrfach geschrieben worden und sie ist zu bekannt, als daß sie hier außerhalb des eigentlichen Rahmens dieser Arbeit eingehend behandelt werden müßte. Ihr Hauptwert liegt, wie der jeder Fortpflanzungsform, in der Erhaltung der Art, wenn auch bei den in ihrer Folge oft entstehenden Kolonien nebenher Vorteile für die Person, das Einzeltier dieses Tierverbandes oder -Staates mit ihr verbunden sein können.

Einen Überblick über die verschiedenen Formen der Monogonie, keine erschöpfende Darstellung aller monogonischen Vorgänge, und einen Vorschlag für ihre systematische Ordnung will die folgende Besprechung geben.

Teilung und Knospung.

Wenn man bei dem Versuche, die monogonischen Fortpflanzungsvorgänge zu klassifizieren, von alters her Teilung und Knospung unterschieden hat, so lehrt doch ein Blick in die Literatur, daß diese beiden Begriffe keineswegs einheitlich gefaßt werden. Daher gibt es eine ganze Reihe von ungeschlechtlichen Vermehrungsprozessen, die hier als Teilung, dort als Knospung bezeichnet werden. Man gewinnt hieraus den Eindruck, als sei eine scharfe Abgrenzung beider gegeneinander nicht möglich, als existierten Zwischenformen und als könne einer dieser Vorgänge von dem andern abgeleitet werden. Und doch sind Teilung und Knospung wesensverschieden und keine kann als die Vorstufe der andern angesehen werden, wenngleich Kombinationen beider vorkommen, welche ein phylogenetisches Verhältnis vortäuschen können. Freilich muß man bei der Bestimmung dieser Begriffe nicht so oberflächliche Kriterien anwenden wollen wie den Größenunterschied oder die Präexistenz eines beider Teilstücke, von denen das angeblich und scheinbar präexistente und größere als Mutter einer Knospe angesehen wird, während bei ziemlicher Gleichheit beider von einem Verschwinden der Mutter und von einem Teilungsprozesse gesprochen wird. Man übersieht hierbei, daß es Fälle gibt, in welchen eine Knospung vorliegen soll und doch die Tochter größer ist als die Mutter, und daß auch bei einer Ungleichteilung von einer Präexistenz eines der beiden Teilstücke nicht die Rede sein kann, da man jedes Teilstück mit demselben Rechte als Mutter ansprechen kann und die geringere Größe der sogen. Tochter oder Knospe keinen ausreichenden Grund gibt, nun plötzlich von einer Knospung zu reden, obwohl es sich sonst um genau dasselbe Geschehen handelt wie bei der Teilung. Sehr viele Autoren stellen sich auf den Standpunkt, Teilung und Knospung als durch Übergänge miteinander verbundene Fortpflanzungsarten anzusehen, und einige lassen ohne weiteres die Teilung (Gleichteilung) da zur Knospung werden, wo doch nur eine Ungleichteilung vorliegt, indem dann eben das größere Teilstück als Mutter, das kleinere als Knospe angesprochen wird (vgl. die Literaturbesprechung unten).

Es fragt sich — und wir werden im folgenden diese Frage bejahen

müssen — ob nicht andre Unterschiede zwischen Teilung und Knospung (Divisio und Gemmatio) bestehen, die die Wesensverschiedenheit hervorheben, die beispielsweise zwischen der monopodialen Knospung eines Hydroidstöckchens und der Gleich- und Ungleichteilung tatsächlich und fühlbar existiert. Zunächst muß man sich darüber klar werden, daß, eine Teilung nur dann als solche aufzufassen, wenn sie gleichhälftige Teilung ist, nicht berechtigt erscheint, daß vielmehr eine Ungleichteilung eben doch auch ihrem ganzen Wesen nach eine Teilung bleibt und nicht dadurch zu einem z. B. der Knospung einer *Hydra* wesensgleichen Prozesse wird, daß eine Verschiebung der Teilungsebene nach vorn oder hinten stattfindet, worin sich nur ein ganz äußerlicher formaler Unterschied kundgibt. Die Ungleichteilung ist von der wirklichen Knospung aber tatsächlich ebenso verschieden, wie sie unzweifelhaft eine Teilung und eben darum keine Knospung ist. Die ganz allgemein als Knospung gefaßte digene exo- und endotomische sowie die polygene endotomische Fortpflanzung der Suctorien (vgl. Übersicht über das System) sind Teilungen. Die orale Strobilation der Scyphostomen und die aborale Strobilation von *Myrianida* u. a. sind gegen das vielfach gefällte Urteil, wie nachzuweisen sein wird, keine Knospungen, sondern Teilungen, allerdings Ungleichteilungen, doch unschwer von der Gleichteilung abzuleiten. Beide, Teilung und Knospung, kommen bei *Hydra* vor; beide sind nicht durch Übergänge miteinander verbunden, weil in ihrem Wesen verschieden. Und ebenso wesensverschieden wie diese Knospung von der gleichhälftigen Teilung ist, ist sie auch von der Ungleichteilung.

Im folgenden sollen die Formen zunächst der Teilung und weiterhin der übrigen monogonischen Vorgänge eingehender besprochen und gleichzeitig die Daten zu einem System gewonnen werden. Zuvor sei jedoch auf Grund einer keinen Anspruch auf Vollständigkeit erhebenden, aber für die hier verfolgten Zwecke ausreichenden Zusammenstellung von Literaturstellen nachgewiesen, daß in der Tat der bestehende Unterschied zwischen Teilung und Knospung keineswegs so zum Ausdruck kommt, wie seit v. Wagners Ausführungen (Zool. Jahrb. IV. Bd. 1890) hätte erwartet werden können.

Literatur.

Franz v. Wagner verdanken wir (l. c. S. 401 c. s.) eine klare Definition der Teilung und Knospung, welche beide Fortpflanzungsarten ihrem Wesen nach bestimmt und zwischen ihnen die Grenze zieht, die durch die wirklichen Verhältnisse gegeben erscheint. Auf Grund

der gewonnenen Einsicht kritisiert v. WAGNER die Auffassung einiger seiner Vorgänger, welchen die Unterschiede zwischen Teilung und Knospung nicht völlig klar geworden waren. So nennt nach v. WAGNERS Bericht O. SCHMIDT (Die rhabdocoelen Strudelwürmer des süßen Wassers, Jena 1848 und Handbuch der vergl. Anatomie, 8. Aufl., Jena 1882) die Fortpflanzung der Microstomeen eine Teilung; an andern Orte aber (Neue Beiträge zur Naturgeschichte der Würmer, Jena 1848) sieht er in ihr bei denselben Würmern und bei den Naiden eine Knospung. — M. SCHULTZE (Über d. Fortpflanzg. durch Teilung bei *Nais proboscidea*. Arch. f. Naturgesch., 15. Jahrg., Bd. I, S. 293) beurteilt die Monogonie von *Nais* richtig als Teilung und v. GRAFF (Neue Mitteilungen über Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXV, S. 407) ebenso die von *Microstoma*, die er dann aber (1882) als unzweifelhafte Knospung auffaßt (Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig 1882). Graf ZEPPELIN (Üb. d. Bau u. die Teilungsvorgänge des *Ctenodrilus monostylos* nov. spec. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX, 1883, S. 615) hält die Fortpflanzung von *Nais*, *Chaetogaster* und *Ctenodrilus* für eine Teilung, die Monogonie von *Autolytus*, *Filograna*, *Myrianida* dagegen für eine wahre Knospung. — Die Strobilation der Scyphostomen sieht HAECKEL (Monographie der Medusen I. 1879. — Metagenesis und Hypogenesis von *Aurelia aurita*. Jena 1881) als terminale Knospung an. Demgegenüber stellen sich CLAUS (Unters. üb. d. Organisat. u. Entw. der Medusen. Leipzig 1883) und GÖTTE (Entwicklungsgesch. d. *Aurelia aurita* u. *Cotylorhiza tuberculata*. Leipzig 1887. S. 48) sehr entschieden auf den Standpunkt, daß es sich um eine Teilung handle (vgl. polydiske Strobilation).

HAECKEL (Generelle Morphologie der Organismen. Berlin 1866) unterscheidet Teilung und Knospung nach folgenden Gesichtspunkten: »Bei der Selbstteilung ist das die Fortpflanzung einleitende Wachstum des Individuums ein totales und es zerfällt dasselbe bei der Spaltung in seiner Totalität, so daß die Teilungsprodukte gleichwertig sind. Bei der Knospenbildung dagegen ist es ein einzelner Körperteil des Individuums, welcher durch bevorzugtes Wachstum zur Bildung einer neuen Individualität (Knospe) führt, und diese trennt sich dann von dem elterlichen Individuum unvollständig oder vollständig, ohne daß dessen eigene Individualität dadurch vernichtet wird. Es sind also die beiden Spaltungsprodukte hier ungleichwertig.«

Nach HAECKEL wären die durch Teilung entstandenen Personen gleichaltrig; mit ihrem Auftreten verschwinde zugleich die Mutter,

während die Knospe nicht das gleiche Alter mit der Mutter habe, die unverändert fortbestehe. Diese aus Richtigem und Irrtümlichem zusammengesetzten Darlegungen sind nicht ohne Widerspruch geblieben, und schon GÖTTE (l. c.) hält ihnen entgegen, daß die Knospen öfter der Mutter gleichen als die Produkte der Teilung einander. F. v. WAGNER zitiert hierzu (l. c. S. 409) aus GÖTTE folgende Sätze:

»Was HAECKEL ferner unter dem ungleichen Alter der Knospungsprodukte versteht, zeigt die der Definition auf dem Fuße folgende Anwendung auf die Strobila, deren Scheiben eine nach der andern entständen und so das ungleiche Alter, das Merkmal der Knospung, besäßen. Er meint also in diesem Falle nicht den Altersunterschied zwischen den Spaltungsprodukten des einzelnen Knospungsvorganges, sondern das verschiedene Alter der successiv aufeinander folgenden Scheiben. Genau derselbe Unterschied besteht aber auch bei allen successiven Teilungen desselben Tieres, wie solche z. B. so anschaulich bei *Microstoma* auftreten; er ist daher als unterscheidendes Kennzeichen der Knospung ganz unbrauchbar. — Und nicht zuverlässiger ist endlich das Merkmal des bald totalen (Teilung), bald nur partiellen Wachstums (Knospung); denn, abgesehen von der häufigen Schwierigkeit einer solchen Unterscheidung, berechtigt uns die Erfahrung keineswegs, ein Wachstum überhaupt für die notwendige Ursache jeder Teilung zu erklären.«

v. WAGNER fährt dann fort: »GÖTTE kann daher die von HAECKEL angeführten unterscheidenden Kennzeichen der Teilung und Knospung als ausreichende und zutreffende nicht anerkennen und definiert seinerseits die Teilung als eine ‚Trennung von zusammenhängenden, also bereits fertig vorliegenden Teilen‘, die Knospung aber als eine ‚Neubildung von mehr oder weniger selbständig werdenden Teilen auf dem Wege eines lokalen Wachstums‘.«

HAECKELS Auffassung erfuhr ferner eine Kritik durch v. KENNEL, die, soweit sie v. WAGNER für zutreffend hält, nicht erörtert wird. Wohl aber unterzieht v. WAGNER die Begriffsbestimmungen von Teilung und Knospung, die v. KENNEL[1] gibt, einer Besprechung, die hier nicht übergangen werden kann.

»Vergleichen wir,« sagt v. KENNEL, »alle Propagationsvorgänge miteinander, so finden wir, daß bei der einen Gruppe die Masse der aus der Fortpflanzung hervorgegangenen Produkte zusammengenommen gleich ist der Masse des ursprünglichen Individuums vor Beginn

[1] Über Teilung und Knospung der Tiere. Dorpat 1888.

der sichtbaren Veränderungen, welche die Propagation einleiten. In allen andern Fällen wird die Propagation eingeleitet durch Auftreten neuer Teile, die mit dem Individuum nichts zu tun haben, durch einen Zuwachs von organischer Substanz, so daß die Teilstücke, nachdem sie vollständig geworden sind, in ihrer Gesamtheit mehr Masse repräsentieren, als das ursprüngliche Tier vor Auftreten der Propagationserscheinungen besaß. Ersteres können wir als Teilung, letzteres als Knospung bezeichnen.«

»Demnach,« sagt v. WAGNER, »erblickt v. KENNEL ausschließlich im Vorhandensein oder Fehlen eines Wachstums das Kriterium der Knospung beziehungsweise der Teilung. Daß wenigstens für die letztere v. KENNELS Definition eine künstliche und willkürliche Beschränkung bedeutet, ist ohne weiteres ersichtlich. — Führt man indes v. KENNELS Aufstellungen konsequent durch, so gelangt man zu der Folge, daß innerhalb der Metazoen Teilungen überhaupt nicht vorkommen. Denn es kann von diesen Tieren keine ungeschlechtliche Fortpflanzung namhaft gemacht werden, bei welcher ,die Masse der aus der Fortpflanzung hervorgegangenen Produkte zusammengenommen gleich ist der Masse des ursprünglichen Individuums vor Beginn der sichtbaren Veränderungen, welche die Propagation einleiten', weil jede Teilung bei den Metazoen unabänderlich mit Regenerationen oder Neubildungen andrer Art verbunden ist und sein muß. Diese aber bedingen ebenso notwendig eine Zunahme an organischer Substanz.«

»Nun ist es ja gewiß kein Grund, einen Vorgang deshalb als eine Teilung anzusprechen, weil, täte man dies nicht, die Teilung als Prolifikationsform der Metazoen vollkommen in Fortfall käme. Aber v. KENNEL selbst qualifiziert die von ZACHARIAS freilich nur mangelhaft beschriebene . . . ungeschlechtliche Fortpflanzung der *Planaria subtentaculata* als Teilung und hat uns überdies mit der interessanten Prolifikation einer Süßwassertriclade bekannt gemacht, welche er als ,Querteilung' bezeichnet, obzwar in beiden Fällen mit Rücksicht auf die dabei erfolgenden Regenerationsprozesse ein Zuwachs an organischer Substanz nicht in Abrede gestellt werden kann.

Im Grunde erschöpft sich v. KENNELS Teilungsbegriff in dem nackten Zertrennungsvorgang, also dem, was ich als Dissection innerhalb einer Paratomie benannt habe. Damit postuliert dieser Forscher, daß, wenn man bei den Tieren von Teilung sprechen wolle, der betreffende Prozeß mit der Zerlegung eines Steinblocks identisch sein müsse. Dies ist aber der tierischen Organisation gemäß unmöglich.

Nicht besser steht es mit v. KENNELS Knospungsbegriff. Blieb ... für die Teilung so gut wie nichts, so umfaßt nun die Knospung nach v. KENNEL alle insexuellen Propagationen, bei welchen irgendein Wachstum zutage tritt. Es ist folglich ganz gleichgültig, ob der betreffende Wachstumsvorgang an dem Tiere als eine Besonderheit sich abspielt und die individuelle Erscheinung desselben unberührt läßt, oder ob er zusammenfällt mit der normalen Größenzunahme dieses Tieres, wie sie uns auch bei den nächsten Verwandten desselben entgegentritt, welche aber der Fähigkeit ungeschlechtlicher Fortpflanzung ermangeln.

Die Knospung einer Salpe oder Bryozoe, die Ephyrenbildung der Medusen, die Strobilationsprozesse der Würmer, die Hydren- und Korallenknospung usw. sind demnach im Prinzip dasselbe, und zwar so sehr, daß, wie zuerst v. KENNEL ... und unabhängig von ihm fast gleichzeitig LANG (Über den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf Tiere usw. Jena 1888) wahrscheinlich zu machen gesucht haben, alle diese Prozesse auch auf einen und denselben Ausgangspunkt — das Regenerationsvermögen der Tiere — zu beziehen seien.

Nichts scheint mir für die Auffassung v. KENNELS von der Knospung so charakteristisch, wie folgende Ausführungen dieses Forschers« fährt v. WAGNER fort. Diese Ausführungen lauten nach v. WAGNERS Zitat:

»Treten ... bei manchen Ringelwürmern, wie *Nais*, *Chaetogaster*, *Aeolosoma*, *Syllis* u. a. etwa in der Mitte des segmentierten Körpers Neubildungen auf, durch welche Vorder- und Hinterhälfte des Körpers auseinandergeschoben werden; differenziert sich diese neu eingeschaltete Körperstelle in eine größere Anzahl junger Segmente, die sich weiterhin ausbilden teils in neue Kopfglieder für den dahinter liegenden Körperabschnitt, teils in neue Rumpfsegmente des vorhergehenden — so ist damit offenbar eine Knospenbildung gegeben, denn es ist an dem ursprünglichen Individuum eine anfangs kleine, von ihm ernährte und wachsende Neubildung erschienen. Schnürt sich in der Folge diese Knospung ungefähr in ihrer Mitte mehr und mehr ein bis zur völligen Trennung, so dürfte es keinen Widerspruch erfahren, wenn man das eine Propagation durch Knospung nennt.«

Dazu bemerkt v. WAGNER: »v. KENNEL bezeichnet also hier die ‚anfangs kleine und vom ursprünglichen Individuum ernährte und wachsende Neubildung' als Knospe. Diese angebliche Knospe, welche in Wahrheit nichts andres als die sogen. Knospungszone (Regenerationszone) darstellt, ist gar kein Individuum, kein organisches Wesen,

sondern ein mixtum compositum, gebildet aus den verkehrt zusammengelegten hinteren und vorderen Hälften zweier verschiedener Tiere; und für die Entstehung dieser beiden bleibt schließlich doch kein andrer Ausweg als — Teilung. Auch ist ohne weiteres klar, daß v. KENNEL hier Teilungen vor Augen hat, welche, wie man sich ausdrückt, auf Knospungsvorgängen beruhen, und die besondere Art bestimmter Regenerationsprozesse als Knospungsvorgänge bezeichnend, die ganze Propagationsform nun einfach als Knospung deutet.

Wenn fernerhin v. KENNEL die mannigfaltigen Knospungsformen in eine axiale (Strobilation i. w. S.) und eine laterale Knospung sondert, so ist diese Einteilung auch wenig zutreffend, da ihr allein die Verschiedenheit der Richtung des Wachstums zugrunde liegt, also stillschweigend im übrigen eine Gleichartigkeit der betreffenden Prozesse statuiert wird, welche durchaus nicht zutrifft. Zudem ist es in vielen Fällen eine Sache rein persönlicher Auffassung, die betreffende Knospe als eine laterale oder terminale zu betrachten (Entstehung mancher Hydromedusen durch Knospung). — Mit andern Worten, ob ein Tier als solches wächst und sich während des Wachstums oder nochmals in eine Anzahl von Individuen zerlegt, oder ob ein Tier durch ein besonderes Wachstum an sich neue Zooide erzeugt, sind zwei ganz differente Prozesse; jedenfalls ist ihr Unterschied weit größer als der, ob die Knospen an der Seite, vorne oder hinten an einem Tiere zur Entwicklung gelangen, wenn die Bildung derselben nur sonst übereinstimmt.«

Diesen wichtigen kritischen Ausführungen v. WAGNERS mußte ein breiterer Raum gewährt werden. Indem ich im übrigen ausdrücklich auf seine Arbeit verweise, wäre nunmehr darzulegen, daß auch nach v. WAGNERS Publikation die Klärung, die man hätte erwarten können, keineswegs eingetreten ist und bis in die jüngste Zeit hinein in den Lehr- und Handbüchern verschiedene Auffassungen vertreten werden, die großenteils den tatsächlichen Verhältnissen nicht genügend Rechnung zu tragen scheinen.

ALEXANDER BRANDT (Grundriß der Zoologie und vergl. Anatomie. Berlin 1911) sagt S. 43: »Zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung gehören zwei nicht streng zu sondernde Typen: Teilung und Knospung.« — S. 45: »Beide Fortpflanzungsweisen, Teilung und Knospung, können auch miteinander kombiniert sein, bzw. ineinander übergehen, wobei an den sich abtrennenden Teilstücken, den Tochterindividuen, die ihnen fehlenden Organe durch Knospung neu gebildet werden (gewisse Würmer« — [Hinweis auf *Myrianida* und *Micro-*

stoma] — »Seesterne). Bei einzelligen Tieren lassen sich zwischen ungleichmäßiger Teilung und Knospung keine Grenzen ziehen.«

Man sieht, daß Brandt Knospung als Monogonie und »Knospung« als Entstehung von hervorwachsenden Körperteilen nicht unterscheidet. Aber selbst unter dieser Voraussetzung wird mir nicht verständlich, inwiefern in den von ihm angeführten Fällen Teilung und Knospung ineinander übergehen sollen. Diese Fälle sollen jedenfalls nur auf die Kombination bezogen werden; und wenn deren Existenz auch keineswegs geleugnet wird, so liegt sie doch bei *Myrianida* und *Microstoma* ebenso wenig wie bei der Teilung der Seesterne vor. Daß Teilung und Knospung bei gewissen Protozoen nicht leicht als solche erkennbar sind, stelle ich nicht in Abrede; daß aber bei den Einzelligen keine Grenze zwischen beiden gezogen werden könne, ist doch wohl zu viel gesagt. Daher kann ich Brandt auch nicht zustimmen, wenn er (S. 91) sagt: »Die Fortpflanzung (— der Protozoen[1] —) geschieht durch Teilung (Hinweis auf Figur von *Balantidium*[1]), seltener durch Knospung (Hinweis auf Figur von *Podophrya*[1]), welche bei einem einzelligen Wesen auch als ungleichmäßige Teilung angesehen werden kann.« — Bei der von Brandt abgebildeten *Podophrya* liegt ganz unzweifelhaft Knospung vor. — Die Strobilation der Scyphostomen bezeichnet Brandt als Knospung, sogar als aborale (dies letztere jedenfalls nur ein Druckfehler).

Korschelt und Heider (Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgesch. 1. u. 2. Aufl. Allg. T. Jena 1909) unterscheiden (S. 473) Teilung und Knospung wie folgt: »Die erstere ist dadurch gekennzeichnet, daß bei ihr der Körper in annähernd gleich große Teilstücke zerlegt wird, an denen also die der betreffenden Körperhälfte entsprechenden Organe bereits vorhanden und die Neubildungen nicht so beträchtlich sind. Bei der Knospung hingegen ist es nur eine verhältnismäßig kleine und zumeist wenig zellenreiche Partie des Körpers, die sich zur Bildung des neuen Individuums von ihm ablöst, ohne daß sein eigener Bestand dadurch wesentlich beeinflußt würde und erhebliche Veränderungen sich an ihm vollzögen, während solche in hohem Maße an der noch ganz unentwickelten Knospe stattfinden müssen.«

Meine Stellung diesen Begriffsbestimmungen gegenüber geht aus dem Vorstehenden und Nachfolgenden hinlänglich hervor und bedarf deshalb an dieser Stelle keiner besonderen Präzisierung. — Die Strobilation der Scyphostomen fassen die genannten Autoren in Über-

[1] Die eingeklammerten Zusätze stammen von mir, um deutlich zu machen, wovon die Rede sei.

einstimmung mit der hier vertretenen Ansicht als Teilung auf, ebenso die seriale Heterotomie der Anneliden. Hinsichtlich der Beziehungen zwischen Teilung und Knospung äußern sich KORSCHELT und HEIDER dahin, daß es sehr leicht sei, zwischen beiden eine Brücke zu schlagen; »denn ungeschlechtliche Fortpflanzungserscheinungen, deren Einordnung unter den einen oder andern der beiden Begriffe zweifelhaft erscheint, finden sich allenthalben im Tierreich.« — Daß ich beide Formen der Monogonie für heterogen halte und höchstens Kombinationen gelten lasse, ist an anderem Orte ausgeführt; ebenso, daß zwar nicht überall leicht zu beurteilen sei, ob Knospung oder Teilung vorliege, dennoch aber damit ein Übergang empirisch noch nicht gegeben erscheine. (Vgl. auch SEELIGER, Verhdl. Deutsch. Zool. Ges. 1896, der eine am ausgebildeten Organismus spontan auftretende Knospung nur bei den Tunicaten als ursprüngliche phylogenetische Erscheinung anerkennt, bei allen übrigen Metazoen aber die Knospung von der Teilung ableitet.)

In demselben Lehrbuche S. 472 finde ich die Sätze: »Die ungeschlechtliche Fortpflanzung geht stets von nur einem Individuum aus, daher die Bezeichnung als Monogonie. An diesem Individuum kann sie nicht selten zunächst unter der Form eines Wachstumsvorganges erscheinen, wodurch die Auffassung der Fortpflanzung als ‚ein Wachstum über das individuelle Maß hinaus' (C. E. v. BAER) besonders verständlich wird.« — Da diese letzte Auffassung ziemlich überall in Lehr- und Handbüchern wiederkehrt, mag an dieser Stelle folgende Überlegung Platz finden: die Monogonie kann als Wachstum über das individuelle Maß hinaus nicht ganz allgemein beurteilt werden. Unter dem »individuellen« Maße des Wachstums stellt man sich doch wohl ein Maß des Wachstums vor, das erfüllt ist, wenn das Tier die typische Artgröße oder seine Maximalgröße erreicht hat. Denkt man sich darunter etwas andres, z. B. die Größe, die ein Tier in dem Zustande besitzt, in welchem es zur monogonischen Fortpflanzung schreitet, so wüßte ich nicht, nach welcher Richtung hin das Maß durch den Zusatz »individuell« bestimmt werden sollte. Oder soll individuell in Verknüpfung mit Wachstumsmaß so viel heißen wie normales Wachstum, das zur Ausbildung der für die Art typischen Form führt? Dann wäre der Ausdruck wenig klar und treffend, und die Teilung würde dann nicht auf einem solchen Wachstume beruhen. Ist aber mit dem individuellen Maße des Wachstums, wie es wohl allgemein verstanden wird, ein Wachstum gemeint, dem die typische Artgröße, die übrigens innerhalb sehr weiter Grenzen schwanken kann, sein Ziel setzt, so

kann in allen denjenigen Fällen von einem solchen Wachstume nicht die Rede sein, in welchen monogonische Prozesse schon beginnen, wenn das Tier noch mehr oder minder weit vom Zustande des Erwachsenseins entfernt ist. Von solchen Fällen war schon die Rede und wird noch wiederholt zu sprechen sein (Bryozoen, Tunicaten u. a. m.).

In dem Lehrbuche der Zoologie von Claus-Grobben (1905) wird die Strobilation im Gegensatze zu Brandt (l. c.) als auf der Querteilung beruhend bezeichnet (S. 290), und auch die Monogonie der Syllideen ist zutreffend als Teilung dargestellt (S. 371). Wenn als die bei den Suctorien herrschende Fortpflanzungsform die Knospung genannt wird (S. 248), so dürfte die von mir als Teilung aufgefaßte Fortpflanzung hiermit in der Mehrzahl der Fälle als Knospung gedeutet werden. In dem schwierig zu beurteilenden Falle von *Amaroecium* wird eine Teilung angenommen (S. 205).

Wenn R. Hertwig (Lehrb. d. Zool. 3. Aufl. 1895) sagt: »Bei der Teilung . . . zerfällt ein Tier in zwei oder mehr untereinander gleichwertige Stücke« (S. 113), so scheint daraus hervorzugehen, daß alle Vorgänge der Ungleichteilung (Heterotomie) von ihm nicht als Teilungsprozesse anerkannt werden. Dies bestätigen die folgenden Sätze (S. 113): »Bei der Knospung sind die sich ergebenden Produkte ungleichwertig. Das eine Tier führt den Bau des Muttertieres weiter. Der durch lokales Wachstum bedingte Auswuchs dagegen, die Knospe, erscheint als eine Neubildung, als das Tochterindividuum. Immerhin ist der Unterschied zwischen Teilung und Knospung kein unvermittelter. Wenn wir von der Zweiteilung ausgehen, so wird dieselbe sich der Knospung in gleichem Maße nähern, als die Teilprodukte ungleich werden, so daß das eine mehr und mehr den Charakter einer Knospe, das andre den Charakter des fortexistierenden Muttertieres annimmt. Solche Übergänge sind namentlich bei der terminalen Knospung möglich, bei der die Knospe in der Verlängerung des Muttertieres an dem einen Ende der Hauptachse auftritt. Der Charakter der Knospung ist dagegen unverkennbar, wenn die Knospe unter Neubildung ihrer Körperachse als ein seitlicher Auswuchs der Mutter entsteht . . . oder wenn von einem gemeinsamen Muttertiere zahlreiche Knospen abgeschnürt werden . . . (laterale und multiple Knospung).«

Es ist nicht richtig, daß bei der Knospung die sich ergebenden Produkte ungleichwertig sind, sonst wäre die Entstehung der Polypen an Polypen, der Schwämme an Schwämmen, der Bryozoenpersonen an gleichartigen Personen keine Knospung. — Wenn als Krite-

rium zwischen Teilung und Knospung der Größenunterschied namhaft gemacht wird, so war darüber an andrer Stelle schon die Rede. Ist der Größenunterschied maßgebend, so verwischen sich natürlich die Grenzen zwischen Divisio und Gemmatio völlig und die Unterscheidung wird überhaupt wertlos. HERTWIG sieht konsequenterweise bei den Suctorien auch da eine Knospung, wo eine Teilung vorliegt; er erblickt in der Strobilation der Scyphostomen eine terminale Knospung (S. 205) und natürlich auch in der Annelidenteilung (*Myrianida*) einen Knospungsvorgang. In der mir vorliegenden neuesten Auflage des zitierten Lehrbuches von 1912 vertritt R. HERTWIG noch dieselbe Auffassung.

MAX WEBER (Lehrb. der Biol. für Hochschulen von M. NUSSBAUM, G. KARSTEN und M. WEBER. Leipzig 1911) rechnet (S. 466) die Strobilation der Scyphostomen zur Teilung. Folgende Sätze seien hier noch wiedergegeben: »Sind die Teilstücke ungleich groß, so sprechen wir bei Einzelligen von Sporenbildung. Unter Sprossung, auch wohl Gemmulation oder Knospenbildung versteht man insonderheit die Erscheinung, daß vom Körper der Mehrzelligen ein aus verschieden zahlreichen Zellen bestehendes Stück sich ablöst, um ein neues Wesen zu bilden. Da diese Zellen von andern Körperzellen sich nicht unterscheiden, nennt man die ungeschlechtliche oder vegetative Zeugung auch somatogene.« Außer diesen wenig präzisen Angaben findet der Leser nur noch sehr spärliche Daten zu seiner Orientierung über ungeschlechtliche Vermehrung.

LANG (Lehrb. der vergl. Anatomie d. wirbellos. Tiere, Protozoa. Jena 1901) unterscheidet bei den Protozoen vier Hauptformen der Fortpflanzung: Zweiteilung, Knospenbildung, vielfache Durchschnürungsteilung, Sporenbildung oder Zerfallteilung. »Die Zweiteilung (Hemitomie) vollzieht sich entweder am aktiven, tätigen Tier, oder am ruhenden und dann meist encystierten Organismus. Sie ist entweder eine gleichhälftige, wenn beide Tochterindividuen gleich groß und gleich organisiert sind, oder eine ungleichhälftige, wenn die beiden Tochterindividuen ungleich groß und häufig auch etwas verschieden organisiert sind. Der letztere Teilungsmodus leitet zur Knospung hinüber. — In gewissen Fällen folgen gleichhälftige Zweiteilungen oft und rasch hintereinander, so rasch, daß die Abkömmlinge nicht Zeit haben, ihre Organisation zu entwickeln, sich zu ernähren und zu wachsen (Polytomie). Eine solche Fortpflanzungsweise vollzieht sich meist nach erfolgter Encystierung und liefert eine größere Zahl kleiner Abkömmlinge, die man als Sporen bezeichnen kann. Diese Sporen sind

entweder beweglich oder unbeweglich. Jede Spore entwickelt sich direkt oder nach erfolgter Karyogamie zu einem dem Muttertier ähnlichen Organismus.«

Lang vertritt also die Ansicht, daß die ungleichhälftige Teilung zur Knospung hinüberführe, was doch nur dem äußeren Scheine nach zutreffen kann. »Die Knospung (Gemmatio)«, fährt Lang fort (l. c. S. 163), »ist eine Art Teilung, bei welcher die beiden Zellprodukte sehr ungleich groß und verschieden organisiert sind, so daß das größere als Muttertier, das kleinere als Knospe an ihm imponiert.« — Während Lang dementsprechend nur wenigen Suctorien eine Fortpflanzung durch Teilung zuschreibt (Podophryen, Sphärophryen), hält er bei diesen Protozoen die Knospung für herrschend und nimmt auch da eine solche an, wo konsequenterweise von einer modifizierten Teilung (Heterotomie) die Rede sein müßte, zumal er diese von der Teilung ableitet. Die sogenannte innere Knospung würde dann ihrem Wesen nach dasselbe sein wie die Knospung von *Ephelota* (*Podophrya*) *gemmipara* R. Hertw., bei der wirklich eine Knospung vorliegt. Also auch bei Lang finden wir die präzise Unterscheidung von Teilung und Knospung nicht, die übrigens auch v. Wagner für die Protozoen als völlig durchführbar zu behaupten nicht gewagt hat. Ich kann hier nur wiederholen, daß zwar bisweilen die Unterscheidung von Knospung und Teilung bei den Protozoen auf Schwierigkeiten stoßen kann, daß aber faktisch entweder Teilung oder Knospung vorliegen muß, weil beide der Ausdruck eines heterogenen Geschehens sind. Ganz allgemein werden die Teilprodukte notwendig kleiner sein müssen, als ihre Mutter war (Teilung), oder die Mutter bleibt intakt und ist nach Ablösung der Knospen (wenn sie nicht inzwischen selbst unabhängig vom Auftreten der Knospen gewachsen ist) ebenso groß wie zuvor (Knospung). Gerade bei den Suctorien kann es wohl in keinem Falle zweifelhaft sein, welche Form der Monogonie vorliegt. Bütschli sagt (Bronns Klass. u. Ord. Protozoa I, 3. 1887—89. S. 1899): »Die Beschreibung, welche Stein von der Geburt der Knospe bei *Tocophrya Astaci* gibt, erinnert lebhaft an die Vorgänge bei *Dendrocometes*. Der herausgedrungene Sprößling nimmt nämlich viel mehr Plasma aus der Mutter mit, als er zu enthalten schien, solange er sich in deren Innerem befand. Die *Tocophrya* verkleinert sich bei der Entleerung des Sprößlings ganz ungemein, ja dieser ist entschieden viel größer wie die Mutter.« Da hier die »Mutter« nicht intakt bleibt, sondern an Größe verliert, kann nur eine Teilung vorliegen. (Vgl. unten Teilung und metagene Heterotomie.) —

Boas (Lehrb. d. Zool., Jena 1890) äußert sich S. 32 wie folgt: »Die Teilung findet in der Weise statt, daß an dem betreffenden Individuum Längs- oder Querfurchen auftreten, welche immer tiefer in den Körper hineindringen und denselben endlich in zwei gewöhnlich ungefähr gleich große Teile trennen, welche durch Wachstum vor, während oder nach der Trennung sich derartig vervollständigen, daß jeder Teil dem ursprünglichen Individuum gleich wird; seltener findet die Teilung ohne vorhergehende Einschnürung, als eine plötzliche Sprengung des Tieres in zwei Stücke, statt. Die Sprossung ist dadurch von der Teilung abweichend, daß nur ein kleinerer Teil (welcher jedoch immer Teile, die aus den verschiedenen Keimblättern . . . stammen, enthalten muß) des Körpers des ursprünglichen Individuums durch starkes Wachstum sich zu einem neuen Tiere entwickelt, so daß jenes sich als Mutterindividuum, als erzeugendes, dem Sprößling gegenüber verhält, während bei der Teilung die beiden Individuen als gleichwertig erscheinen. Übrigens gehen diese beiden Fortpflanzungsformen derartig ineinander über, daß es vielfach unmöglich ist, zu sagen, ob man einer Teilung oder einer Sprossung gegenüber steht.«

Über die Suctorien finde ich bei Boas (auch in der 7. Aufl. 1913) nichts. Die Strobilation der Scyphostomen scheint er als Teilung aufzufassen (S. 122); die aborale Strobilation der Polychäten dagegen bezeichnet er als Sprossung. In der 7. Aufl. (1913) sagt Boas (S. 58): »Bei manchen Borstenwürmern findet vom Hinterende des Körpers eine Knospung statt: das hintere Ende wächst aus, wird gegliedert usw. und löst sich schließlich als ein neues Individuum ab. Aus einem solchen Fall ersieht man leicht, daß ein wesentlicher Unterschied zwischen Knospung und Teilung nicht besteht; wenn — wie es bei andern Borstenwürmern der Fall sein kann — ein größeres Stück des Tieres sich als neues Individuum konstituiert hätte, wäre es eine Teilung gewesen; jetzt, da es ein kleineres Stück ist, nennt man es Knospung.«

Für Doflein (Lehrb. d. Protozoenkunde. 3. Aufl. Jena 1911) ist das maßgebende Kriterium zwischen Teilung und Knospung die verschiedene Größe. »Während bei der Teilung gleichgroße Teilungsprodukte entstehen, trennt sich bei der Knospung ein kleineres Tochterindividuum von einem größeren Mutterindividuum.« — Die Teilung von *Tocophrya quadripartita* nennt Doflein innere Knospung. Von *Sphaerophrya pusilla* Cl. und L. sagt er S. 994: »Die Vermehrung erfolgt durch gleichhälftige oder etwas ungleiche Teilung (Fig. 949 A) oder durch Knospenbildung. Bei der letzteren entstehen Schwärmer, welche sich mit Hilfe eines ringförmigen Ziliengürtels lebhaft zu be-

wegen vermögen (Fig. 949 *C*).« — Gerade bei diesem Suctor erweist sich die sogenannte Knospung unzweifelhaft als Teilung (Heterotomie).

O. Hertwig (Allgem. Biologie. 3. Aufl. Jena 1909) sagt S. 260: »Von Knospung redet man, wenn das eine Teilprodukt an Größe hinter dem andern so sehr zurückbleibt, daß es nur als ein kleines Anhängsel an ihm erscheint und kaum zu einer Verminderung seiner Körpermasse führt. Das kleinere Teilprodukt nennt man die Knospe, das andre die Mutterzelle. Bei dieser Vermehrungsweise gibt es zwei Unterarten, je nachdem eine oder mehrere Knospen an der Mutterzelle ihren Ursprung nehmen. — Im Tierreiche spielt der Knospungsprozeß bei der Reife des Eies eine Rolle und führt zur Entstehung der Richtungskörperchen oder Polzellen.«

Wie die Bildung der Richtungskörper unzweifelhaft auf eine Zellteilung zurückzuführen ist, erscheint sie auch nach der von mir vertretenen Anschauung keineswegs als Knospung. Ich halte mit E. L. Mark (Maturation, fecondation and segmentation of *Limax campestris*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Boston. Vol. VI. 1881) die Richtungskörperchen für abortive Eizellen. Wenn die erste Reifungsteilung der Eier bei gewissen Pulmonaten gelegentlich zwei fast gleich große Zellen liefern kann; wenn ferner alle möglichen Stufen der Reduktion des Umfanges an den Richtungskörpern beobachtet worden sind, so sehen wir die Richtungskörperbildung überall von einer Teilung ableitbar, d. h. die schließlich sehr ausgesprochene Ungleichteilung ist nur eine Modifikation der Gleichteilung. Das Wesen des Teilungsprozesses wird durch das Kleinerwerden eines Teilstückes nicht berührt; und wenn die Polkörperbildung als Knospung aufgefaßt werden soll, so weiß man nicht, wo bei der Entstehung dieser Zellen die Grenze zwischen Knospung und Teilung gezogen werden soll. Daß die Polzellenbildung hier nur erwähnt wurde, um O. Hertwigs Meinung über Teilung und Knospung klarzulegen, bedarf wohl kaum des Hinweises. Um einen der uns hier ausschließlich interessierenden monogonischen Prozesse handelt es sich nicht, denn die Polzellenbildung vollzieht sich an Geschlechtszellen.

Meisenheimer (Entwicklungsgeschichte der Tiere II. Sammlung Göschen. 1908) sagt (S. 128): »Eine etwas andre Form ungeschlechtlicher Fortpflanzung ist die Knospung, bei welcher ein bestimmter Körperabschnitt des Muttertieres verstärktes Wachstum zeigt und sich knospenartig vorwölbt. Eine solche Knospe enthält alle wesentlichen, aus den embryonalen Primitivanlagen hervorgegangenen Ge-

websschichten, die schließlich ein Tochterindividuum aufbauen, das in allem der Organisation der Mutter entspricht.«

Der letzte Satz scheint die heterogene Knospung als Knospung auszuschließen, bei welcher Mutter und Tochter recht verschieden sind, ohne daß hierdurch der Fortpflanzungsvorgang seine Eigenart als Knospung einbüßt. — —

Die gegebene Auswahl beweist wohl hinlänglich, daß von einer einheitlichen Stellungnahme gegenüber den als Teilung und Knospung benannten Vorgängen auch jetzt noch ebensowenig die Rede sein kann wie zu jener Zeit, in welcher sich v. Wagner bemüht hat, eine Klärung herbeizuführen; und diese Tatsache läßt den vorliegenden Versuch gerechtfertigt erscheinen.

I. Divisio (Teilung). Die Propagationsindividuen entstehen nicht durch ein für sie specifisches lokales, von dem normalen der Mutter abweichendes Wachstum.

Bei der Teilung in ihrer unbestritten als solche anerkannten Form zerfällt die Mutter in zwei oder mehr (meist 2 . x) untereinander gleichwertige Töchter (gleichhälftige Teilung: Hemitomie und Polytomie). Eine Mutter als Person bleibt nach diesem Vorgange naturgemäß nicht bestehen, löst sich vielmehr in ihre Töchter auf, in denen sie fortlebt. Natürlich sind dabei die Töchter notwendig kleiner, als die Mutter war, zu deren Größe sie später erst als selbständige Individuen heranwachsen. Die Ursache dieses Teilungsprozesses ist nicht bekannt.

Gehen wir von diesem Teilungsvorgange aus, der niemals Zweifel darüber erweckt hat, daß er als Divisio anzusprechen sei, so sehen wir ihn in vielen Fällen, die sonst ganz das Gepräge der Teilung tragen, in eine andre Form übergehen, die als Ungleichteilung erscheint und auch als solche bezeichnet werden sollte. Diese Heterotomie, wie ich sie im Gegensatze zu der Homotomie nennen will, ergibt sich aus der Gleichteilung dadurch, daß die erste Teilungsebene nicht mehr die Mutter in der Mitte durchschneidet, sondern einem der beiden Körperpole näher gerückt wird. So entstehen zwei Individuen, von denen das eine größer ist als das andre und deshalb nach der vielfach vertretenen Auffassung als »Mutter« angesehen wird. Auch wenn mehrere kleinere Individuen abgeschnürt werden, faßt man diese gewöhnlich als Töchter auf.

Nun ist die polygene Heterotomie zweifellos nur eine Modifikation der digenen Heterotomie und diese letztere nur eine andre Form

der Hemitomie und von dieser nicht wesensverschieden. Dementsprechend findet man auch zahlreiche Übergänge von der Homotomie zur Heterotomie; und faßt man letztere ohne innere Berechtigung als Knospung auf, so wäre einerseits eine Grenze zwischen Teilung und Knospung nicht scharf zu ziehen, andrerseits aber wäre die Heterotomie mit Vorgängen echter Knospung identifiziert, die sich in der Tat nach einem ganz andern Plane vollzieht und nicht von irgendeiner Form der Teilung ableitbar ist; denn die Knospung läßt neue Individuen entstehen, welche durch ein für sie specifisches, von dem normalen der Mutter abweichendes lokales Wachstum gebildet werden, und davon kann bei der Heterotomie als modifizierter Hemitomie keine Rede sein.

Bleiben wir zunächst bei der Homo- und Heterotomie und ihrem Verhalten zu einander stehen, so ergibt sich, daß durchaus kein wesentliches Unterscheidungsmerkmal zwischen beiden ausfindig gemacht werden kann: sie sind nur zwei verschiedene Formen desselben Geschehens. Dies lehrt das Verhalten mancher Protozoen (Suctorien), ebenso wie das gewisser Metazoen. Wir sehen, daß bei primitiven Suctorien die Teilung gleichhälftig ist, während bei den meisten andern die eine Tochter (der mit Cilien ausgestattete »Schwärmer«) kleiner ist als die andre. »Alle Übergänge verbinden diese beiden Modifikationen, ja sie treten bei derselben Art häufig nebeneinander auf« (Bütschli, Bronns Klass. u. Ord. Protozoa. 1887—89), und es kommt auch vor, daß bei der heterotomischen Teilung der »Schwärmer« größer ist als seine sessile Schwester. Der Größenunterschied der Töchter berechtigt uns nicht, die Heterotomie als wesensverschieden von der Homotomie anzusehen; und wenn die eine Tochter Cilien erhält, die andre Saugtentakeln behält, so wird hierdurch das Wesen des Vorganges in seiner Eigenart als Teilung durchaus nicht berührt. Auch wenn, wie in der Regel, die eine Tochter in eine »Bruthöhle« der andern zu liegen kommt, ist die Teilung nur insofern modifiziert, als die Teilungsebene die Töchter nicht auseinanderschneidet, sondern die eine (den Schwärmer) aus dem Körper des ursprünglichen Individuums herausschält, indem nur die Teilungsebene eine andre Form angenommen hat. Daß hier überall eine zur Heterotomie modifizierte hemitomische Homotomie vorliegt, ist offensichtlich.

Zu demselben Resultate kommen wir bei den Metazoen. Wenn bei der Teilung (Polytomie) von *Microstoma* nach F. v. Wagners Beobachtungen (Zool. Jahrb. Anat. IV. Bd. 1891) die Teilstücke entweder einander gleich sind, oder durch Verlagerung der Teilungs-

ebene verschieden groß werden, indem bald das vordere, bald das hintere Teilstück größer wird, so ändert dies an der Tatsache der Teilung gar nichts. Die Polytomie geht hier so unmerklich in eine Ungleichteilung über und bleibt so unzweifelhaft eine Divisio, daß die Gleich- und Ungleichteilung durchaus nur als verschiedene Formen desselben Vorganges erscheinen. Dasselbe gilt für die Strobilation bei den Scyphostomen und Anneliden, wenngleich hier der Teilungsverlauf ein etwas andrer ist. Es entstehen zunächst zwei ungleiche Teilstücke. Von diesen teilt sich nicht wie bei der *Microstoma*-Teilung jedes Teilstück wieder, sondern nur das größere. Daher ordnen sich die Schwestern so, daß das kleinste Teilstück dem größten am nächsten liegt, d. h. hinter (aborale Strobilation) oder vor (orale Strobilation) dem größten Teilstücke eine Reihe successive, an Größe zunehmender Teilstücke angetroffen wird. In dieser verschiedenen Gruppierung ist ein Merkmal nicht gegeben, welches die Deutung des Vorganges als Divisio unmöglich macht. Das verschiedene Alter der Teilstücke kann in diesem Sinne ebenfalls nicht verwendet werden, denn auch bei der *Microstoma*-Teilung sind nicht alle Teilstücke gleichzeitig als solche entstanden und als Individuen gleich alt. Durch die Tatsache, daß die Heterotomie nicht nur verschieden große, sondern auch verschieden organisierte Individuen liefert, kann ihr Wesen als Teilung ebenfalls nicht in Frage gestellt werden.

Wenden wir uns nunmehr zu dem Verhältnis der divisionalen zur gemmationalen Monogonie, so werden wir von der Definition der Knospung ausgehen können, die ich im folgenden feststellen werde. Unter Gemmatio (Knospung) sollen hier nur diejenigen monogonischen Vorgänge verstanden werden, die im wesentlichen Gegensatze zur Divisio an einem Mutterkörper durch specifisches (»differentielles« v. WAGNER), vom normalen (»individuellen« v. WAGNER) der Mutter abweichendes lokales Wachstum Töchter entstehen lassen. In diesem Sinne unterscheidet auch F. v. WAGNER Teilung und Knospung. Er sagt in seiner schon wiederholt zitierten Abhandlung (1891) S. 404:

»Die Teilung ist ein Trennungsprozeß ursprünglich zu einem einheitlichen Ganzen gehöriger, durch normales Wachstum entstandener oder im Entstehen begriffener Teile, bei welchem ergänzende Neubildungen unter Beseitigung der ursprünglichen Einheit neue Individuen bilden.«

»Die Knospung dagegen ist ein ausschließlich auf einem vom normalen verschiedenen, besonderen (differentiellen) Wachstum

beruhender Neubildungsprozeß ganzer Individuen, bei welchem die knospende Lebenseinheit in der Regel unverändert erhalten bleibt.«

»Das differentielle Wachstum stellt sich als ein gewissermaßen über die Organisation und Lebenseinheit des knospenden Muttertieres hinausgehendes dar, bedeutet also keine Größenzunahme des letzteren und führt eben deshalb mit Notwendigkeit zur Hervorbringung einer neuen Individualität: es berührt in seiner einfachsten Form in keiner Weise die Organisation und Individualität des knospenden Individuums, wie dies z. B. bei der *Hydra* klar zutage tritt. Demgegenüber bedingt das individuelle Wachstum eine tatsächliche Größenzunahme des früher oder später sich teilenden Tieres, welche aber zusammenfällt mit der Wachstumsform, wie sie diesem Organismus überhaupt zukommt, indem sie eben nichts andres als die natürliche Größenzunahme (normales Wachstum) des betreffenden Wesens vorstellt, ob nun gleichzeitig oder nachmals eine ungeschlechtliche Fortpflanzung eintritt oder nicht.«

Bei den hemitomischen, polytomischen und heterotomischen Prozessen findet ein vom normalen abweichendes Wachstum nicht statt, wohl aber kann eine mit Wachstum verbundene Umwandlung der Teilstücke schon stattfinden, bevor sie sich voneinander getrennt haben. Da das Verhalten der Mutter eine wesentliche Rolle spielt, werden wir dieses hier eingehender zu erörtern haben.

Bei jeder Divisio hört die Mutter auf, als Individuum zu existieren. Dennoch stellen sich viele Autoren auf den Standpunkt, daß bei jeder Heterotomie eine Mutter übrig bleibe und dadurch diese Fortpflanzungsart zur Gemmatio werde, für welche die Fortexistenz der Mutter kennzeichnend sei. Letzteres trifft in der Tat zu. Die Mutter, die an ihrem Wesensbestande, an ihrer Person durch die Knospung nichts verliert, bleibt intakt. Sie läßt die Tochter an ihrem Leibe erst neu entstehen, bevor sie sie abschnürt (Gemmatio perfecta); sie zerfällt nicht selbst in Teilstücke. Deshalb ist es bei der Knospung auch ganz unmöglich, ein beliebiges Individuum als Mutter oder Tochter aufzufassen: immer ist die Tochter an der Mutter entstanden, nie kann die Knospe als Mutter aufgefaßt werden. Anders bei der Heterotomie. Sieht man diese als Knospung an, weil ein Teilstück größer ist als alle übrigen, so wird ganz willkürlich das größte Teilstück zur Mutter gemacht, deren Töchter dann die übrigen Teilstücke sein sollen. Der Vorgang bei der Heterotomie ist aber wesentlich derselbe wie bei jeder andern Teilung und vollzieht sich nach dem Schema der

Zweiteilung; daher sind beide Teilstücke Töchter der nun nicht mehr existierenden Mutter.

Wollte man die Teilung der Suctorien nur darum als Knospung auffassen, weil in den meisten Fällen der Schwärmer das kleinere Teilstück ist, so wäre die sessile Hälfte die Mutter, der Schwärmer die Tochter. Ist dagegen wie bei *Tocophrya astaci* (Clap. und L.) der Schwärmer größer, so müßte er jetzt konsequenterweise als Mutter und das basale Teilstück als Tochter (Knospe) angesehen werden; und dem steht, wenn das einzige Kriterium die verschiedene Größe sein soll, nichts im Wege. Einander homologe Teilstücke würden danach bald Mutter, bald Tochter sein. Legt man aber den Hauptwert auf die Verschiedenheit beider Teilstücke (deren eins Saugtentakeln, das andre Cilien besitzt), so wäre die Tochter der *Hydra* keine Knospe, denn sie gleicht ihrer Mutter schon, bevor sie sich von ihr trennt.

Ist die axiale Suctorienteilung auch als innere und heterogene unbedingt als Divisio aufzufassen, weil kein Teilstück vom andern erst unter besonderem Wachstum produziert wird, so stehen diesen Vorgängen doch bei den Suctorien solche gegenüber, welche unzweifelhaft als Gemmatio anzusehen sind. Man beobachtet sie bei *Ephelota gemmipara* Hertw., an deren Körper durch ein vom normalen der Mutter abweichendes lokales Wachstum Knospen hervorsprossen und auch das Verhalten des Kerns ein ganz andres ist als bei der Teilung. Diese echte Knospung ist keineswegs von der Teilung abzuleiten wie die Pseudoknospung andrer Suctorien und läßt die Mutter als solche intakt. Sie ist ein mit der Teilung in keinem Falle zu verwechselnder Prozeß und entspricht durchaus der Knospung am Leibe der *Hydra*, nur ist der Ort der Knospung in Beziehung zu den Körperachsen ein andrer, und die Fortpflanzung vollzieht sich natürlich unter verschiedenen Wachstumsformen, wie sie in der Natur der Protozoen und Metazoen als ein- und vielzelligen Organismen begründet sind. Niemals kann hier ein Zweifel bestehen, welches die Mutter sei und welche Personen zu ihr im Verhältnisse der Töchter stehen. Wird diese Knospung unvollständig, schnüren sich die Töchter von ihrer Mutter nicht mehr ab und erfolgt auch kein Zerfall des Kerns, so entstehen Kolonien von der Form des *Dendrosoma radians* Ehrbg., dessen Personen einen reich verzweigten gemeinsamen Kern besitzen, Knospungskolonien mit persistierender Stammutter, die bei Teilungskolonien natürlich immer fehlen muß.

Hält man die Unterscheidung von Knospung und Teilung nach der verschiedenen oder übereinstimmenden Größe der monogonisch

entstandenen Individuen fest, so befindet man sich auch gegenüber der ungeschlechtlichen Vermehrung von *Euglypha* (und andrer beschalten Sarcodinen) in einiger Verlegenheit. Teilt sie sich oder bildet sie eine Knospe? Die ersten Teilungszustände zeigen dann ganz das Bild einer Knospung infolge der Tatsache, daß sich die den Körper umhüllende Schale nicht an der Zerlegung beteiligen kann. Nachdem die Pseudopodien eingezogen sind, wölbt sich aus der Schalenmündung eine allmählich größer werdende Protoplasmamasse hervor, an deren Oberfläche unter Verwendung der schon vorher aufgespeicherten Reserveplatten eine neue Schale aufgebaut wird. Die Anlage des neuen Individuums erscheint, zunächst kleiner als die »Mutter«, wie deren Knospe, löst sich aber nicht in diesem »Knospen«-Zustande ab, sondern vergrößert sich (ohne eigentliches Wachstum) so lange, bis eine der »Mutter« an Größe völlig gleichende Tochter entstanden ist. Nun erst beginnt der eigentliche Fortpflanzungsprozeß, der ganz den Charakter der vollständigen Hemitomie trägt: der Kern teilt sich mitotisch, jede Tochter erhält eine Kernhälfte, und beide nun gleich großen Teilstücke trennen sich voneinander. Wenn wir als Kennzeichen der Teilung die Tatsache kennen, daß die Töchter stets kleiner sein müssen, als die Mutter war, so scheint es sich hier um eine Ausnahme zu handeln, weil die Schale der »Knospe« ebenso groß ist wie die Schale der »Mutter«. Tatsächlich ist aber der lebende Protoplasmakörper, auf den es wesentlich ankommt, halbiert worden und beträgt bei jeder Tochter nur die Hälfte des ursprünglichen Körpers der Mutter. In der Tat kann ein Zweifel, ob Knospung oder Teilung vorliege, in diesem Falle nicht bestehen, wenn beide Vorgänge nach dem hier vertretenen Standpunkte beurteilt werden. Es liegt natürlich eine Teilung vor. Soll aber da von einer Knospung die Rede sein, wo ein Teilstück das andre an Größe übertrifft, so würde *Euglypha* anfangs eine Knospe bilden und sich dann teilen.

Zu demselben Resultate kommen wir, wenn wir die Metazoen betrachten. Wenn ein *Autolytus cornutus* A. Ag. sich so teilt, daß sein vorderes Teilstück kleiner ist als sein hinteres: ist dann das hintere die Mutter des vorderen? Und wenn der *Autolytus* sich so teilt, daß sein vorderes Teilstück größer ist als sein hinteres: ist dann plötzlich das vordere Mutter des hinteren? Ist der Fortpflanzungsprozeß in seinem Wesen dadurch irgendwie berührt, daß die Teilungsebene in der Mitte oder einem beider Körperenden näher liegt? Wird er wirklich durch diese Verlagerung der Teilungsebene zur Knospung und hört er allein durch sie auf, Teilung zu sein?

Diese Schwierigkeiten fallen ganz von selbst fort, wenn man das völlig unhaltbare Kriterium der Größe ausschaltet. Dann bleibt Teilung in allen Fällen, was sie ist: der Zerfall in (gleiche oder ungleiche) Stücke einer gemeinsamen Mutter, die mit dem Vollzug der Teilung aufgehört hat, zu existieren, und den Streit mit verschwinden läßt, welches Teilstück denn eigentlich die Mutter sei.

Entstehen durch vorübergehend unvollständige Teilung Ketten, so ändert dies gar nichts. Ob sich die beiden ersten Töchter voneinander trennen, oder ob sie durch Vermittlung der unter weiterer successiver Teilung entstandenen Teilstücke zunächst noch verbunden bleiben, ist dabei ganz nebensächlicher Natur; und ob jede Tochter sich vor der Trennung wieder teilt (*Microstoma*), oder nur das größte Teilstück (*Autolytus*, *Myrianida*) mit der Teilung fortfährt, ändert an der Tatsache nichts, daß wir eine Teilung und keine Knospung vor uns haben; und wenn die Teilstücke auch in ihrer Organisation verschieden werden (Strobilation), so hebt diese Tatsache das Fortbestehen des monogonischen Prozesses mit dem Charakter der Teilung nicht auf.

Nachdem wir so das Verhältnis der Teilung zur Knospung festgestellt haben, soll der Versuch einer Klassifizierung der verschiedenen Teilungsvorgänge gemacht werden, die alle als Formen desselben Geschehens auch voneinander ableitbar sein müssen. Dabei sollen die Protozoen nicht von den Metazoen gesondert werden, weil analoge Vorgänge unter denselben Begriff gebracht werden können ohne Rücksicht darauf, daß sie sich das einemal an der Zelle, das anderemal am Zellenstaat abspielen. Mit Recht hat man ohne Bedenken für Protozoen und Metazoen die Ausdrücke Teilung und Knospung angewendet. Einer phylogenetischen Ableitung der Metazoenmonogonie von der Protozoenmonogonie soll damit nicht das Wort geredet werden. Phylogenetische Spekulationen fallen überhaupt fast ganz aus dem Rahmen der folgenden Betrachtungen heraus, denn sie haben den monogonischen Prozessen gegenüber nur geringe und recht beschränkte Aussicht auf Erfolg und sind für die Aufstellung eines Systems beinahe wertlos.

Die Formen der Divisio.

Innerhalb der Divisio unterscheiden wir zunächst die Homotomie und Heterotomie voneinander. Von einer Homotomie soll da die Rede sein, wo die Teilstücke nach Ablauf des vollständigen (holotomischen) oder unvollständigen (merotomischen) Teilungsprozesses

untereinander gleich sind, oder, da eine absolute Gleichheit kaum jemals zu erwarten ist, doch annähernd und wesentlich untereinander übereinstimmen. Es ist leicht zu erkennen, daß die Homotomie von der Heterotomie nicht durch eine absolute Grenze gesondert werden kann; denn wenn die Teilstücke merklich verschieden werden, geht aus der Homotomie durch Vermittlung aller Übergänge die Heterotomie hervor und steigert sich von fast noch homotomischer Teilung bis zur ausgesprochensten Heterotomie. Da es sich hier nur um formale Unterschiede handelt, nicht um solche, die das eigentliche Wesen des Vorganges berühren, werden zweifelhafte Zwischenstufen nicht fehlen können. Praktisch aber ist diese Unterscheidung nicht wertlos, denn in den meisten Fällen vermag man sehr wohl zu entscheiden, ob die Teilung als homo- oder heterotomische zu bezeichnen sei.

Formen der Homotomie.

Die Homotomie kann nun wieder eine Hemitomie oder Polytomie sein.

1. Hemitomie (Zweiteilung oder gleichhälftige Teilung): ein hemitomischer Vorgang liegt da vor, wo die Mutter in zwei einander gleiche Teilhälften zerfällt. Da diese Teilhälften im mathematischen Sinne wohl einander niemals gleich sein können, mag es gerechtfertigt erscheinen, die Hemitomie mit ditomischen Fällen der Heterotomie zu vereinigen. Beide Formen sind aber in der Praxis, von Übergangsformen abgesehen, sehr wohl voneinander unterscheidbar; deshalb sollen sie hier auch gesondert behandelt werden, obwohl der Unterschied natürlich nicht als wesentlich aufgefaßt werden kann.

Die Hemitomie kann sein:

a) eine vollständige (holotomische) Zweiteilung, indem die beiden Töchter sich voneinander trennen und so aus der Mutter zwei gesonderte Individuen hervorgehen; oder

b) eine unvollständige (merotomische) Zweiteilung, bei welcher die beiden Töchter miteinander verbunden bleiben und der fortgesetzte Teilungsvorgang zu der Entstehung einer Kolonie führt.

Daß Kolonien (Tierverbände oder Tierstöcke, Cormen) nicht nur auf diesem, sondern auch auf dem Wege der Knospung entstehen können, wird später zu berücksichtigen sein. Die ebenfalls zu diesem Resultate führende Concrescenz interessiert uns hier nicht, weil sie nicht oder nicht direkt durch einen Fortpflanzungsvorgang bedingt erscheint.

Die holotomische Hemitomie kommt bei Protozoen und Metazoen vor, und wir unterscheiden folgende Fälle:

a) Prototomische: Teilungsebene ohne sicher bestimmbare Lage. Als Beispiel diene uns *Amoeba polypodia* M. Sch., die sich in der allgemein bekannten Weise teilt. (*D.* Fig. 132, S. 136)[1]. Besondere Vorbereitungen zur Teilung werden nicht bemerkt, die Pseudopodien behalten ihr gewöhnliches Verhalten bei, der Kern schnürt sich durch und zerfällt in zwei gleiche Hälften, die auseinanderrücken. Die Teilung des Kerns hat zur Folge, daß auch der übrige Körper sich zur Teilung anschickt. Während vor der Teilung die Lage der Teilungsebene nicht vorausgesagt werden kann, läßt sich jetzt eine durch die beiden Tochterkerne hindurchgehende Achse konstruieren, auf deren Mitte die Teilungsebene senkrecht steht. Im Bereiche der Peripherie der Teilungsebene verschwinden die Pseudopodien, während sie im Polbereiche der durch die Kerne hindurchgelegten Achse erhalten bleiben. Die Zelle schnürt sich nun im Bereiche der Teilungsebene ein, die eingeschnürte Partie verliert an Durchmesser und zerreißt schließlich so, daß nun zwei der Mutter gleichende, nur kleinere Amöben entstanden sind, die selbständig weiterleben und heranwachsen. Regenerationsvorgänge werden nicht beobachtet, man müßte denn das Auftreten einer neuen pulsierenden Vacuole in der einen Tochter schon während der Teilung als solchen auffassen.

Ein zweites Beispiel, *Acanthocystis aculeata* Hertw. und Lesser, soll uns zeigen, daß man zwar in gewissen Fällen eine bestimmte Teilungsebene festlegen kann, daß es aber zweifelhaft bleibt, ob diese eine Längs- oder Querteilung des Tieres bedinge. Ferner ist der primitive (prototomische) Teilungsvorgang hier insofern komplizierter, als im Gegensatze zu der Amöbe ein Centralkorn in Tätigkeit tritt und die Teilung des Kerns auf indirektem Wege (karyokinetisch oder mitotisch) erfolgt. Der Körper des in Rede stehenden Heliozoons ist kuglig. Dennoch läßt sich eine Hauptachse konstruieren, weil der Kern excentrisch, das Centralkorn im Centrum liegt. So ergibt sich eine konstante, durch Kern und Centralkorn hindurchgehende Achse,

[1] Zur größeren Bequemlichkeit des Lesers sind die Beispiele so gewählt, daß er Abbildungen der besprochenen monogonischen Vorgänge in den Hand- und Lehrbüchern findet, die jedem leicht zugänglich sind; in erster Linie in LANG's Lehrb. d. vergl. Anat. d. Wirbellos. 2. Aufl. 2. Liefg. Protozoa. Jena 1901; DOFLEIN, Lehrb. d. Protozoenkunde, III. Aufl. Jena 1911; KORSCHELT u. HEIDER, Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgesch. d. wirbellosen Tiere. 1. u. 2. Aufl. Allg. T. Jena 1909. — Bei den Hinweisen auf Figuren, deren Reproduktion hier unterbleiben kann, bedeutet L. das citierte Werk von LANG, D. das von DOFLEIN, K. und H. das von KORSCHELT und HEIDER. In denselben Büchern findet man Zusammenstellungen der Literatur.

von der wir aber nicht sagen können, ob sie als Quer- oder Längsachse aufzufassen sei, daher es auch unentschieden bleiben muß, ob eine Längs- oder Querteilung stattfinde. Jedenfalls liegt die Hauptachse in der Teilungsebene, wie man leicht erkennt, wenn man an der Hand der Fig. L. 180*A, B, C*; 181*A, B, C*, S. 170 und 171[1] dem Teilungsvorgange folgt. Dieser bleibt hier nicht ohne Einfluß auf die Gestalt des Muttertieres, da die Pseudopodien eingezogen werden, bevor sich zuerst das Centralkorn zur Teilung anschickt, indem es hantelförmig wird und in zwei auseinanderrückende Hälften zerfällt, wobei sich die zuvor auf das eine Centralkorn centrierte Strahlung auf die beiden Teilhälften centriert und so ein doppeltes Strahlensystem entsteht. Inzwischen hat auch der Kern Lage und Gestalt verändert: er ist zwischen die beiden Strahlensysteme und ihre Centralkörner gewandert und sein Chromatin hat die für die Karyokinese charakteristische Verteilung angenommen. Es entsteht eine Spindel, eine Äquatorialplatte, deren Zerlegung in zwei Tochterplatten erfolgt usw. In demselben Maße, in welchem sich die Centralkörner voneinander entfernen, streckt sich das kuglige Heliozoon in die Länge und schnürt sich schließlich durch, wobei dann jedem Tochtertier ein Kern und ein Centralkorn zufällt.

Den besprochenen Fällen stehen solche gegenüber, in welchen die Teilungsebene eine bestimmte Lage einnimmt und deshalb von einer Quer-, Längs- oder Schrägteilung die Rede sein kann. Diese Teilungsformen sind durch die polare Differenzierung der Tiere, an denen sie beobachtet werden, bedingt.

β) Plagiotomische Hemitomie (vollständige Querteilung).

Von einer Querteilung kann nur da die Rede sein, wo der Bau des Tieres die sichere Konstruktion einer Längsachse zuläßt, die auf der Teilungsebene senkrecht steht. Die vollständige (holotomische) hemitomische Plagiotomie begegnet uns bei Protozoen und Metazoen und wird ihrem Wesen nach aus folgenden Beispielen erkennbar.

Von den Protozoen wählen wir *Paramaecium*. Die Teilung spielt sich an dem beweglichen freien Mutterindividuum in der Weise ab, daß zunächst die Kleinkerne (Micronuclei) unter Annahme springschnurförmiger Gestalt durchgeschnürt werden. Indem auch der Großkern (Macronucleus) sich teilt, tritt die quer gelegene Teilungsebene des Zelleibes durch das Auftreten einer peripherischen Ringfurche deutlich in Erscheinung (L., Fig. 90, S. 72). Der Teilungsvor-

[1] Vgl. Anmerkung 1 Seite 607.

gang ist bei *Paramaecium* mit Neubildungsprozessen verbunden, die in dem Bau des Körpers begründet liegen. Das Hinterende sieht anders aus als das Vorderende, und wenn dies Protozoon in der Mitte quer zerlegt wird, kann z. B. der vorderständige Zellmund (Cytostom) mit dem Cytopharynx nicht beiden Teilhälften zufallen. Er wird deshalb von der hinteren Hälfte, die ihn infolge der Teilung verlieren muß, neugebildet, und diese Neubildung geschieht nicht ganz unabhängig von dem mütterlichen Apparate zur Nahrungsaufnahme; denn dessen Cytostoma verlängert sich spaltenförmig nach hinten und sein hinteres Ende wird zur Anlage des neuen Zellmundes (der hinteren Tochter), während der Cytopharynx eine sackförmige Ausstülpung bekommt, welche der ersten Anlage des neuen Zellschlundes entspricht. Das alte Cytostom und die Anlage des neuen schnüren sich voneinander ab, und die hintere Tochter komplettiert den teilweise von ihrer Mutter übernommenen Apparat, während die vordere Tochter mit der besprochenen Einschränkung den mütterlichen Mund und Schlund übernimmt. Die pulsierenden Vacuolen werden schon vor der Teilung verdoppelt und gehen in gleicher Anzahl auf beide Töchter über.

Daß es sich hier trotz der Neubildungsprozesse um eine Teilung nach der gegebenen Definition handle, bedarf des speziellen Beweises wohl nicht. Wenn man die Querteilung der Ciliaten als Knospung auffassen wollte, so müßte dies unter folgender Begründung geschehen: da die vordere Tochter den nutritorischen Apparat der Mutter allein übernimmt, erscheint sie als persistierendes Muttertier dauernd von dem hinteren Teilstücke verschieden. Nun kann aber diese hintere Teilhälfte deshalb ebenso gut als Mutter der vorderen aufgefaßt werden, weil sie allein die hintere Körperhälfte der Mutter übernimmt. Lassen sich hiernach beide Töchter jede der andern gegenüber mit demselben Scheinrechte als Mutter deuten, so werden wir, da nicht jede Tochter die Mutter ihrer Schwester sein kann, beide als Töchter einer Mutter und daher den ganzen Vorgang nur als Teilung, nicht als Knospung bezeichnen müssen.

Bemerkt sei noch an dieser Stelle, daß bei der Einteilung der hemitomischen Vorgänge darauf Rücksicht genommen werden könnte, ob die Teilung im freien oder encystierten Zustande stattfindet. An der Natur des Vorganges als Divisio ändert das Vorhandensein einer Cyste natürlich nichts.

Als Beispiele für denselben Teilungsmodus seien aus den Metazoen noch folgende herausgegriffen: *Protohydra*, *Gonactinia*, *Lumbriculus*.

Bei *Protohydra leuckarti* Greeff.[1] vollzieht sich die vollständige Querteilung ohne bemerkbare Vorbereitung. Der tentakellose schlauchförmige Körper läßt einen Mundpol und einen Fußpol unterscheiden, gestattet also die Konstruktion einer Längsachse, die auf der Mitte der queren Teilungsebene senkrecht steht. Der Teilungsprozeß ist hier noch einfacher als bei *Paramaecium* und bedarf kaum einer Erläuterung (K. u. H., Fig. 334, S. 494). Die apicale (oder orale) Tochter bildet den Fußpol, die basale (aborale) den Mundpol neu, und die beiden ihrer Mutter völlig gleichenden Individuen sind selbständig. — Wenn dieser sehr einfache hemitomische Prozeß als primitiv in dem Sinne aufgefaßt wurde, daß man ihn als Folge eines die individuelle Größe überschreitenden Wachstums beurteilte, welches das Tier zwang, sich zu teilen, so hängt dies mit der Tendenz zusammen, die Vermehrung überhaupt als aus übermäßigem Wachstum resultierend anzusehen. Inwiefern aber und ob überhaupt dies Wachstum ein übermäßiges sei, bleibt ebenso unerklärt, wie die Frage unbeantwortet, warum denn das Tier über eine Größe hinauswachse, in der es noch existieren könne, ein Fehler, der dann nur durch Teilung zu reparieren sei. Man könnte wohl mit mehr Recht sagen, der Polyp wachse, um sich zu teilen, und man hätte darin dann ein Analogon dafür, daß bei der Paratomie (siehe unten!) die Teilung durch das Auftreten neuer Organe vorbereitet wird.

Der Teilungsprozeß der *Protohydra* würde als ein Fall von Architomie (v. Wagner) zu bewerten sein, wenn man als Unterscheidungsmerkmal dem im folgenden zu besprechenden Teilungsmodus (Paratomie) gegenüber das zeitliche Auftreten der Neubildungsprozesse in ihrer Beziehung zum Teilungsvorgange selbst betonen will. Bei einer architomischen[2] Teilung hätten wir dann eine der Teilung folgende Regeneration zu konstatieren, während bei der Paratomie[1] die »Regeneration«[3] oder besser Neubildung dem Teilungsprozesse vorausgeht.

---

[1] R. Greeff, Zeitschr. f. wiss. Zool. XX. Band 1870, Seite 37. — Aders, Zool. Anz. XXVI. Bd. 1903 (10. Nov. 1902) Seite 33.

[2] Die Ausdrücke »paratomisch« und »architomisch« habe ich von v. Wagner übernommen.

[3] In diesem Falle kann man von einer Regeneration wohl nicht sprechen, da diese ja doch eigentlich als Ersatz dem Verluste nur folgen, nicht vorausgehen kann. Richtiger wird man deshalb hier die Bezeichnung Regeneration vermeiden und sagen: bei der Paratomie findet die Produktion von Organen, die durch die Teilung verloren gehen müssen, an der Tochter schon statt, bevor die Teilung durchgeführt ist.

Ein paratomischer Vorgang ist z. B. die Querteilung von *Gonactinia prolifera* Sars. Der Beginn dieser Teilung macht sich dadurch bemerkbar, daß basalwärts von der späteren Teilungsebene ein Kranz von Tentakelanlagen auftritt, welche weiterhin die Tentakeln aus sich hervorgehen lassen. Oralwärts von diesen neuen Tentakeln findet dann die Durchschnürung statt, welche aus der Mutter zwei fertige Töchter entstehen läßt (K. u. H., Fig. 336, S. 497).

Aus dem Vergleiche dieses paratomischen mit dem vor ihm besprochenen architomischen Teilungsprozesse ergibt sich, daß bei der Architomie eine nachträgliche, d. h. der Teilung folgende Ergänzung der beiden Töchter stattfindet, die Verluste ausgleicht, während bei der Paratomie diesem Verluste dadurch vorgebeugt wird, daß die Organe, welche infolge des polaren Baues eines Tieres bei der Querteilung den Teilhälften (oder einer Teilhälfte) verloren gehen müssen, schon wenigstens zum Teil vor Durchführung der Teilung neu gebildet werden.

Ein letztes, den Anneliden entlehntes Beispiel wäre *Lumbriculus*, der gleich andern Anneliden spontan in zwei Stücke zerfallen kann, eine Querteilung, die sich als Architomie dadurch erweist, daß nach der Sonderung der Töchter das vordere Teilstück ein neues Hinterende, das hintere Teilstück ein neues Vorderende erhält.

γ) Katatomische vollständige Hemitomie: Die holotomische Hemitomie kann ferner eine Katatomie (Längsteilung) sein. Dann fällt die Längsachse des sich teilenden Tieres in die Teilungsebene. Auch diese Art der Teilung findet sich bei Protozoen und Metazoen. Für erstere liefern die Flagellaten Beispiele, bei welchen die katatomische Hemitomie vorherrscht. Wir können hier von einem paratomischen Vorgange sprechen, wenn sich die Anzahl der Geißeln vor der Teilung verdoppelt, ohne daß sich die vorhandenen Flagellen teilen; und in der Regel scheinen diese neugebildet zu werden. Die Spaltung des Muttertieres erfolgt in der Weise, daß sie gewöhnlich von vorn nach hinten fortschreitet, weshalb die beiden Hinterenden der Töchter sich zuletzt voneinander trennen (D., Fig. 142, S. 143).

Unter den Metazoen finden wir vollständige Längsteilung z. B. bei den Cnidaria. Sie wurde bei *Polypodium hydriforme*, *Hydra* und einigen Hydromedusen als architomischer Vorgang beobachtet und beginnt überall am Mundpol so, daß bei den Polypen die aboralen Enden sich zuletzt voneinander trennen und bei den Medusen zuerst der von der Mitte der Subumbrella herabhängende Mundschlauch halbiert wird (K. u. H., Fig. 347, S. 504 und Fig. 348*A*, S. 505). —

Als architomischer Vorgang begegnet sie uns ferner bei den Seesternen (*Asterias-*, *Asterina-*, *Stichaster-* und *Cribrella*-Arten). Die Längsachse des radiären Körpers wird durch den Mund und After bestimmt. Sie liegt in der Teilungsebene, wenn die sechsarmige Scheibe in zwei dreiarmige, die achtarmige in zwei vierarmige Hälften zerfällt, die unter Neubildung der fehlenden Arme zu der Mutter gleichenden Töchtern werden. Selbstverständlich müssen alle in der Scheibe gelegenen, durch die Teilung halbierten Organe ebenso komplettiert werden, wie der ganze Seestern, wozu eine außerordentliche Regenerationskraft gehört, die sich bei den Seesternen auch dadurch als wirksam erweist, daß unter Umständen ein abgetrennter Arm die ganze Scheibe und ihre Arme, also den ganzen übrigen Körper zu ersetzen vermag.

δ) Loxotomische Hemitomie (Schrägteilung). Wenn weder die Längsachse, noch die auf ihr senkrechte Querachse in die Teilungsebene fällt, kann man von einer Schrägteilung (Loxotomie) sprechen. Ein Beispiel für diese ist *Stentor*. Die Teilung ist bei ihm paratomisch, indem zuerst eine für die basale Tochter bestimmte neue Membranellenzone als künftige adorale Wimperzone ausgebildet wird, die dem Verluste dieses wichtigen Ernährungsorganells für die basale Teilhälfte vorbeugt. Das gleiche gilt für den Cytopharynx der basalen Tochter. Vor dem neuen erst allmählich seine definitive Lage und Form gewinnenden Membranellenbande und vor der Cytopharynxanlage der hinteren Tochter markiert sich die Teilungsebene durch eine schiefe Ringfurche, deren Lage durch die Lage und Beschaffenheit der neuen adoralen Zone bedingt erscheint. Infolge der Einschnürung wird die Verbindung zwischen beiden Töchtern immer dünner und reißt schließlich durch. Jede Tochter ist nach erfolgter Teilung wie die Mutter organisiert und für eine selbständige Lebensführung ausgerüstet (L., Fig. 189, S. 178).

Auch bei *Ceratium hirudinella* O. F. M. wird eine schiefe oder schräge Teilung beobachtet. Sie erscheint hier als eine Modifikation der Längsteilung im Gegensatz zu *Stentor*, wo sie im Prinzipe eine Querteilung ist. Ich will deshalb die modifizierte Querteilung von *Stentor* als plagioloxotomische, die modifizierte Längsteilung von *Ceratium* als kataloxotomische bezeichnen.

Nachdem wir die Formen der vollständigen Hemitomie kennen gelernt haben, wenden wir uns der unvollständigen oder merotomischen Hemitomie zu. Sie führt zur Entstehung von Tierstöcken oder Kolonien, indem die beiden Töchter stets miteinander verbunden

bleiben und dasselbe auch wieder für ihre Töchter zutrifft usw. Alle Einzeltiere einer solchen Kolonie stammen also von derselben Mutter ab und sind untereinander nahe verwandt. Jedes Stöckchen, das sehr individuenreich werden kann, repräsentiert einen Stammbaum zahlreicher lebender Generationen, doch so, daß (abweichend von den durch unvollständige Knospung entstandenen Kolonien) nur die zuletzt entstandenen Generationen durch Individuen tatsächlich vertreten werden (in denen die Vorfahren fortleben), nicht aber auch deren Eltern, Großeltern usw. bis zur Stammutter. Dies letztere trifft aber bei Kolonien, die durch unvollständige Knospung entstanden sind, zu: hier behält im Stocke die Urahne ihre persönliche Existenz zugleich mit ihren Töchtern, Enkeln, Urenkeln usw., und so entsteht ein Stammbaum, an welchem alle Generationen gleichzeitig leben. Dieser Unterschied der Kolonien, der auf der verschiedenen Form der Fortpflanzung beruht, ist festzuhalten.

Bei der unvollständigen Hemitomie kann die Lage der Teilungsebene wechseln, und dementsprechend wird der Aufbau der entstandenen Stöcke oder Kolonien recht verschieden ausfallen müssen. Ferner gibt es wie bei der vollständigen Hemitomie Fälle, in welchen sich die Lage der Teilungsebene nicht sicher bestimmen läßt. — Die Besprechung von Beispielen beginne mit der

a) prototomisch-merotomischen Hemitomie, die wir da vor uns haben, wo die Teilungsebene ihrer Lage nach nicht sicher bestimmt werden kann. Dies trifft bei den kolonialen Radiolarien (*Polycyttaria*) zu. Die das Innenplasma und den Kern (oder mehrere Kerne) umschließende kuglige Centralkapsel teilt sich, ohne daß die Teilungsebene als Längs-, Quer- usw. Ebene bezeichnet werden könnte. Während nun die außerhalb der Kapsel gelegene Körpermasse (Extracapsulum) bei holotomischer Teilung ebenfalls zerlegt wird, unterbleibt bei den Polycyttarien diese Teilung, und so entstehen Kolonien, deren Einzeltiere in ein gemeinsames Calymma eingeschlossen liegen. Die Gestalt der individuenreichen und mehrere Zentimeter groß werdenden Kolonien ist bei den Arten verschieden (D., Fig. 587, S. 652).

Von einer unvollständigen Querteilung würde da die Rede sein müssen, wo die durch eine quere Furche der Körpermitte gesonderten beiden Töchter dauernd miteinander in Verbindung bleiben. Man kann sich aber kaum einen tierischen Organismus vorstellen, für welchen diese Art der Fortpflanzung günstig sein könnte, weil sie zwei (oder, wenn fortgesetzt, mehrere uniserial angeordnete) hintereinander gelegene Individuen schaffen würde, die, dauernd miteinander ver-

bunden, in ihrer ungünstigen Lage zueinander sich gegenseitig nur in ihrer Bewegung, Nahrungsaufnahme usw. beeinträchtigen müßten. Da dergleichen nicht im Plane der Natur liegen kann, kommt eine unvollständige Querteilung normalerweise nicht zustande und begegnet uns nur als vorübergehender Zustand bei der Polytomie und Heterotomie. Nun gibt es aber Flagellatenkolonien (*Poteriodendron*, Blochmann, Mikroskop. Tierw. d. Süßwassers. I. Protozoa. 2. Aufl. Hamburg. Taf. III, Fig. 58), deren Einzeltiere sich durch Querteilung vermehren. Aber die Kolonie kommt gar nicht dadurch zustande, daß die Querteilung unvollständig bleibt, sondern dadurch, daß sich stets eine nach der Teilung frei werdende Tochter unter Ausbildung eines neuen Gehäuses mittelst eines Stieles an dem alten Gehäuse festsetzt, welches die andre Schwester von der Mutter übernimmt. Der Fall lehrt, daß Kolonien weder auf unvollständiger Teilung, noch unvollständiger Knospung beruhen müssen. — [Bei den uniserialen Ketten der Gregarinen handelt es sich nicht um Kolonien, die aus unvollständiger Querteilung hervorgegangen sind, sondern um eine secundäre Vereinigung von Einzeltieren in Vorbereitung geschlechtlicher Vorgänge.]

β) Katatomisch-merotomische Hemitomie: Da bei dieser unvollständigen Längsteilung die Individuen der entstehenden Kolonie nebeneinander zu liegen kommen, weil die Längsachse des Körpers in die Teilungsebene fällt, erscheint sie vom Standpunkte der Zweckmäßigkeit sehr wohl möglich und tritt uns auch bei Protozoen und Metazoen in einer Anzahl von Fällen entgegen.

Als Beispiele greifen wir aus den Flagellaten *Synura* und *Volvox* heraus. Die Kolonien von *Synura* sind kuglig, frei beweglich und bestehen aus einer wechselnden, oft beträchtlichen Anzahl (etwa 60) von Einzeltieren, welche durch Längsteilung auseinander und in letzter Linie aus einer gemeinsamen Mutter hervorgegangen sind. Sie bleiben an ihrem Hinterende miteinander verbunden, indem eine das Centrum der Kolonie einnehmende protoplasmatische Verbindung erhalten bleibt; oder die Teilung ist eine weniger unvollständige und erstreckt sich auf den ganzen Protoplasmakörper, weshalb dann nur die Hüllen der Einzeltiere verbunden bleiben und so ein lockerer Zusammenhang bewahrt wird. Übrigens ist schon durch die Form der Kolonie und den Bau des Einzeltieres und seiner Hülle der Individuenanzahl eine Grenze gesetzt. Eine über diese hinausgehende Vermehrung der Individuen kann aber dadurch ermöglicht werden, daß die ganze Kolonie sich teilt. Übrigens kann aber die unvollständige Teilung auch nachträg-

lich dadurch zu einer vollständigen werden, daß die ganze Kolonie in ihre Einzeltiere zerfällt.

Auch die *Volvox*-Kolonien sind ursprünglich das Produkt unvollständiger Längsteilung. Hier hängen die Einzeltiere nicht central, sondern seitlich zusammen, indem protoplasmatische Brücken den organischen Zusammenhalt vermitteln. Infolgedessen und weil die ganze Kolonie durch eine innere Gallertmasse gestützt wird, ist die Anzahl der Individuen viel weniger beschränkt als bei *Synura*: der Zusammenhang der Tiere bleibt gewahrt, wie weit sich diese auch vom Centrum der kugligen Kolonie entfernen: und in je höherem Maße letzteres der Fall ist, um so mehr Platz für Einzeltiere bietet die Peripherie. Die Kolonie kann aus 10000 Individuen aufgebaut sein.

Ferner können bei den Ciliaten durch unvollständige Längsteilung Kolonien entstehen, die entweder durch einen gemeinsamen Stiel an einer Unterlage befestigt sind (*Carchesium*) oder frei im Wasser flottieren (*Ophrydium*). Bei *Carchesium* und Verwandten sprechen wir von einer Längsteilung, indem wir als Längsachse die Verlängerung des Stiels zum Peristom ansehen. (Faßt man mit BÜTSCHLI[1] die Wimperscheibe als Rücken, die übrige Körperfläche als Bauch auf, so muß die Teilung als Querteilung bezeichnet werden.) Da eine der beiden Töchter schon vor der Teilung Neubildungen in der Peristomregion erfährt, ist die Teilung eine vorbereitete, also paratomische. Der Stielmuskel teilt sich nicht, sondern wird von einer Tochter neu gebildet, während die andre Tochter den alten beibehält. Eine vollkommenere Teilung liegt bei dem nahe verwandten *Zoothamnium* vor, weil hier auch die Stielfäden längsgespalten werden und sich daher alle am Grunde miteinander vereinigen. Daher ist auch der Zusammenhang der Einzeltiere hier ein andrer und bedingt eine einheitliche Kontraktion der ganzen Kolonie, während sich bei *Carchesium* einzelne Teile des Stockes voneinander unabhängig zusammenziehen können. — Indem die dichotomisch verzweigten Stiele von *Carchesium* ungleich wachsen, gelangen die Einzeltiere auf verschiedene Höhe und liegen nicht alle nebeneinander auf der Oberfläche einer Scheibe oder eines Schirms wie die Einzelblüten eines Umbellatenblütenstandes, sondern auch übereinander. Ferner ist auch die Teilung der Einzelindividuen nicht in allen Gegenden des Stockes gleich lebhaft, weshalb eine baumartige vielverzweigte und nicht regelmäßige Kolonie entsteht.

---

[1] BRONN, Klass. und Ord. I, 3.

Ophrydium bildet umfang- und individuenreiche Kolonien, die einen Durchmesser von 10—15 cm erreichen (*O. versatile* O. F. M.) und als meist grüne Gallertklumpen häufig ufernahe in Seen gefunden werden. Die dichotomisch verzweigten dünnen Stiele sind im Centrum der kugligen oder unregelmäßigen Kolonie miteinander verbunden, und der Zusammenhalt der Einzeltiere wird dadurch gesteigert, daß es (ähnlich wie bei *Volvox*) zu einer Gallertausscheidung kommt. Jedes Einzeltier bildet eine es umhüllende Gallertröhre, und diese legt sich an die benachbarten an, wobei es zu Verschmelzungen kommt. Über den so entstandenen kompakten Gallertklumpen ragen die Einzeltiere mit einem großen Teile ihres schlanken Körpers hinaus.

Diese auf die Protozoen beschränkte Auswahl lehrt, daß die für die kata-merotomische Hemitomie charakteristischen Merkmale noch einen weiten Spielraum zum Entstehen recht verschiedener Formen kolonialer Verbände lassen.

Die unvollständige Längsteilung ist nicht auf die Protozoen beschränkt, sondern wird auch bei manchen Metazoen beobachtet, z. B. bei den Anthozoen, bei welchen übrigens der Grad der Unvollständigkeit verschieden ist und einen entsprechend verschieden innigen Zusammenhang der Einzeltiere eines Stockes, sowie dessen Gesamtform bedingt. Als Beispiele dienen die Mäandrinen, deren Teilung derart unvollständig bleibt, daß mehrere Individuen von einem gemeinsamen Mauerblatte umschlossen werden. Diese Mauerblätter nehmen eine beträchtliche Ausdehnung an, strecken sich in die Länge und verlaufen gewunden, die zahlreichen Septen der von ihnen umschlossenen, reihenweise angeordneten Individuen umgebend. An solchen Korallenstöcken ist die Verbindung der Einzeltiere derart innig, daß sie sich vielfach kaum noch als solche auseinanderkennen lassen.

γ) Eine unvollständige Schiefteilung (loxotomisch-merotomische Hemitomie) begegnet uns als ein (wie die vollständige Schiefteilung) abgeleiteter und seltener Fortpflanzungsmodus, für den *Ceratium vultur* ein Beispiel liefert. Wir sahen schon, daß bei den Dinoflagellaten eine auf Längsteilung zurückzuführende Schrägteilung vorkommt. Bleibt diese Teilung unvollständig, so entstehen Ketten von zugleich neben- und hintereinander gelagerten Individuen, frei schwebende eigenartige Kolonien mit uniserial angeordneten Komponenten (D., Fig. 466, S. 523).

Damit hätte ich, soweit es im Plane dieser Arbeit liegt, die verschiedenen Fälle der Hemitomie oder Zweiteilung durchgesprochen, um mich nunmehr der Polytomie zuzuwenden.

2. Polytomie. Wie in der organischen Welt Übergänge und deshalb oft nur labile Grenzen vorhanden zu sein pflegen, so läßt sich ein scharfer Unterschied zwischen Zwei- und Vielteilung nicht machen. Wir können mit Beschränkung auf die Metazoen die Polytomie der Hemitomie gegenüber als eine Teilung definieren, welcher eine Halbierung (Hemitomie) zugrunde liegt, die sich aber so schnell wiederholt, daß schon innerhalb des Verbandes des mütterlichen Körpers mehr als zwei Töchter entstehen, noch bevor sich die beiden zuerst entstandenen Teilstücke voneinander getrennt haben. Es würde also eine gewisse Ähnlichkeit mit der unvollständigen Hemitomie vorhanden sein, da auch bei der Polytomie vorübergehend an Stöcke oder Kolonien erinnernde Tierverbände entstehen. Aber diese Stockbildung ist nie von Dauer, da die Polytomie immer eine vollständige Teilung ist. Die hemitomischen Vorgänge erfolgen aber in so schneller Aufeinanderfolge, daß die beiden Töchter sich schon wieder teilen, bevor sie sich voneinander getrennt haben, und wenn diese Teilungen in gleichem Tempo weitergehen, entstehen Tierketten (seriale Polytomie), bevor die Teilung völlig durchgeführt ist und die Individuen selbständig geworden sind.

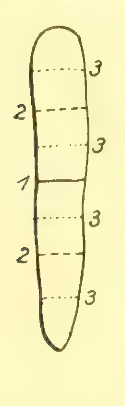
Wenn bei den Metazoen der Polytomie deutlich erkennbar eine Hemitomie zugrunde liegt, so kann in gewissen Fällen polytomischer (oder multipler) Fortpflanzung, die wir als Conitomie bei den Protozoen beobachten, ein Zerfall des Mutterkörpers stattfinden, der ausgesprochen hemitomische Vorgänge nicht erkennen läßt. Dann entstehen alle Nachkommen einer Mutter nahezu gleichzeitig in und aus dieser, wodurch sich ein Unterschied allen hemitomischen Vorgängen gegenüber ergibt (simultane Polytomie).

Wir unterscheiden im folgenden eine successive von der nur bei den Protozoen als normaler Fortpflanzungsmodus auftretenden simultanen Polytomie. Bei der successiven Polytomie erfolgen die Teilungen zeitlich nacheinander, bei der simultanen findet ein (nicht immer durch hemitomische Prozesse am Kern eingeleiteter) Zerfall des Mutterkörpers derart statt, daß alle Töchter gleichzeitig gebildet werden.

a) Die successive Polytomie kann *α*) eine inseriale sein; dann haben die Töchter keine gemeinsame Längsachse und übernehmen nicht die Längsachse der Mutter. Diesen Fall veranschaulichen die Thalassicollen und Tripyleen unter den Radiolarien. Besonders interessant ist diese Art der Teilung dadurch, daß sie direkt zu der merotomischen Hemitomie der kolonialen Polycyttarien überleitet.

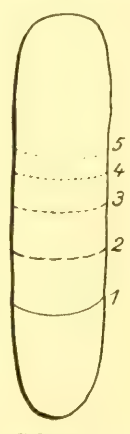
Die Centralkapsel nebst Inhalt teilt sich, die entstandenen Tochterkapseln zerfallen ihrerseits wieder noch vor der Teilung des extrakapsulären Körpers, und so kommt es, daß vier oder acht Centralkapseln in dem noch ungeteilten Calymma liegen, bevor auch dieses zerlegt wird und damit die Teilung vollständig wird. Zwischen dieser inserialen successiven Polytomie und der Conitomie besteht eine gewisse Ähnlichkeit, von der weiter unten noch die Rede sein wird.

β) Bei der serialen[1] successiven Polytomie übernehmen die Töchter, solange sie im mütterlichen Verbande bleiben, die Längsachse der Mutter; es handelt sich hier also um eine Plagiotomie, während die inseriale Polytomie auf prototomischen Vorgängen beruht.



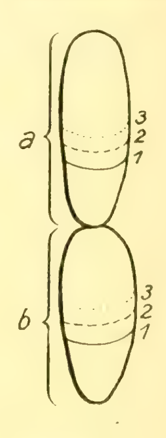
Schema 1.

Seriale Polytomie. *1*, erste Teilungsebene; *2*, zweite Teilungsebenen (zwischen zwei Enkeln); *3*, dritte Teilungsebenen (zwischen zwei Urenkeln).



Schema 2.

Heterotomie. *1*—*5*, erste bis fünfte Teilungsebene.



Schema 3.

Combination von Hemi- und Heterotomie. *a* und *b* die beiden hemitomisch entstandenen Töchter. *1*, *2*, *3* wie in Schema 2.

Die seriale Polytomie unterscheidet sich von der serialen Heterotomie insofern nicht scharf, als hier die Teilstücke ebenfalls von verschiedener Größe sein können; doch ist die Reihenfolge der Individuen eine andre, indem sich bei der Polytomie jede Tochter wieder teilt, bei der Heterotomie dagegen nur die bei der Teilung jedesmal entstehende größere Tochter mit der Teilung fortfährt. Den Unterschied veranschaulichen beistehende Schemata.

Tritt eine Kombination von Hemitomie und Heterotomie auf, so entstehen die »biserialen« Ketten von *Nais barbata* O. F. Müll. (Schema 3).

[1] Dieser Bezeichnung bediente sich meines Wissens zuerst Hatschek.

Innerhalb der serialen Polytomie können wir einen architomischen und einen paratomischen Teilungsverlauf unterscheiden. Findet vor der Trennung der Individuen keine (dem durch sie notwendig werdenden Verluste) vorbeugende Neuproduktion von Organen statt, so haben wir eine Architomie vor uns, für welche *Ctenodrilus* (K. u. H., Fig. 429, S. 602) ein Beispiel liefert. Der Wurm kann spontan in mehrere Teilstücke zerfallen, deren jedes nur aus wenigen (bis sechs) Segmenten besteht, ohne daß zuvor diese Teilung vorbereitende Vorgänge bemerkbar werden. Während nun bei der Zweiteilung, wenn sie (wie hier) eine Querteilung ist, die vordere Tochter das Hinterende, die hintere Tochter ihr Vorderende neu zu bilden hat, müssen alle übrigen auf polytomischem Wege entstandenen Teilstücke beide Körperenden neu bilden, eine Tatsache, die bei der Hemitomie natürlich niemals zur Beobachtung kommen kann. Die architomische Polytomie erfordert also weitgehende, ihr folgende Entwicklungsvorgänge, während welcher die übrigen Lebensfunktionen der Töchter (und zwar am längsten die der nicht endständigen, die ja weder Kopf noch Analende besitzen) stark beeinträchtigt erscheinen. Nach dieser Richtung hin erscheint die paratomische Polytomie für die Teilstücke weit günstiger, indem sie die Töchter noch vor ihrer Trennung im Verbande des mütterlichen Körpers für ihr künftiges selbständiges Leben ausstattet. Dies sehen wir recht deutlich bei *Stenostoma* und *Microstoma*, zwei rhabdocölen Turbellarien (K. u. H., Fig. 425, S. 587). Bei den zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung schreitenden Würmern sind noch keine Geschlechtsorgane vorhanden. Als auf hemitomischer Grundlage entstanden erweist sich hier die Polytomie dadurch, daß zuerst ungefähr in der Körpermitte eine ringförmige Einschnürung (*Stenostoma*) oder eine bindegewebige Membran (*Microstoma*) die erste Teilungsebene andeutet, worauf dann bei jeder Tochter in ähnlicher Weise die beginnende Teilung angebahnt wird. Bei *Microstoma* bilden sich nun die neuen Organe (Augen, wimpernde Hautgrübchen, Cerebralganglien, Pharynx) hinter der zuerst entstandenen Scheidewand, während die Neubildung der Organe bei *Stenostoma* dem ersten Auftreten der Teilungsfurchen noch vorauseilt. Erst wenn die erwähnten Organe des Vorderendes jeder Tochter soweit entwickelt sind, daß sie das Tier zu selbständigem Leben fähig machen, beginnt die Durchschnürung, welche die Töchter schließlich voneinander trennt. Auch die Art des Zerfalls der Kette, die bei *Microstoma* 16—18, bei *Stenostoma* bis 8 Individuen enthalten kann, lehrt, daß es sich bei der paratomischen Polytomie um schnell aufeinander

folgende hemitomische Vorgänge handelt, die jede entstandene Tochter wieder betreffen; denn die Kette zerfällt zunächst in zwei Ketten von gleicher Individuenzahl, jede Tochterkette ebenso usw., bis durch fortgesetzte Zerlegung jedesmal in zwei gleiche Hälften die ganze Kette vollständig in Einzeltiere aufgelöst ist.

b) Die simultane Polytomie kann mit dem gebräuchlichen Namen als »Conitomie« oder conitomische Polytomie bezeichnet werden. Sie unterscheidet sich von der archi- und paratomischen Polytomie dadurch, daß sie die Mutter in nicht serial hintereinander gelegene Töchter zerlegt, mithin keine Querteilung ist, sondern den Mutterkörper meist mit Hinterlassung eines toten Restes (Schale, Restkörper) in eine große Anzahl von Töchtern zerfallen läßt, die stets frei und selbständig werden wie bei jeder Art der Polytomie. Dieser Fortpflanzungsform liegt keine erkennbare Hemitomie mehr zugrunde, wenngleich da, wo mehrere wiederholte Kernteilungen der Conitomie vorausgehen, hemitomische Vorgänge noch vorliegen, die sich aber nicht mehr auf den ganzen Mutterkörper erstrecken. Vielmehr bleibt während des Zerfalls des Kernes die Integrität der Mutter gewahrt, d. h. die Teilung des Kernapparates hat nicht (wie z. B. bei der Polytomie der oben erwähnten Radiolarien, Thalassicollen und Tripyleen) unmittelbar die Teilung wenigstens eines Bestandteils des mütterlichen Plasmaleibes zur Folge.

Die Conitomie kommt nur bei den Protozoen vor. Die durch sie entstandenen Fortpflanzungskörper sind keine Eier oder Gameten, denn sie werden ohne Einfluß eines geschlechtlichen Aktes zu ihrer Mutter gleichenden oder auch von ihr verschiedenen, aber artgleichen Individuen. Allerdings kann man in Zweifel sein, ob die conitomisch entstandenen Individuen nicht zum Teil den parthenogenetischen Eiern der Metazoen verglichen, wenngleich diesen niemals absolut gleichgesetzt werden können.

Man kann zwei Arten der Conitomie unterscheiden: eine homogene und eine heterogene Conitomie. Beide unterscheiden sich dadurch voneinander, daß die homogene Conitomie der Mutter gleichende, die heterogene Conitomie der Mutter nicht gleichende Töchter entstehen läßt.

α) Homogene Conitomie beobachten wir z. B. an *Plasmodium vivax* Gr. und F., dem bekannten Tertiana-(Malaria-)Parasiten. Die Mutter behält während der wiederholten Kernteilungen, die 12—24 Kerne ergeben, ihre Bewegung bei. Jeder Kern umgibt sich dann mit einem Teile des mütterlichen Cytoplasmas, und die so entstan-

denen Töchter trennen sich unter Zerfall des Mutterkörpers, um zu Tieren heranzuwachsen, die der Mutter völlig gleichen (D., Fig. 133, S. 137).

Ein zweites Beispiel liefert uns *Eimeria* (*Coccidium*) *schubergi* Schaudinn, ein Parasit im Darme unseres gewöhnlichen Tausendfußes *Lithobius forficatus* Lin. Nachdem der Parasit in der Wirtszelle zu einem einkernigen, kugligen Körper herangewachsen ist (D., Fig. 626, S. 705), beginnt die wiederholte Teilung des Kerns, worauf sich jeder Kern mit einem Teile des mütterlichen Cytoplasmas umgibt. Die so entstandenen Töchter ordnen sich in Form einer Rosette um einen kernlosen, toten Rest der Mutter (Restkörper), trennen sich dann voneinander, wandern als sehr bewegliche »Keime« aus der Darmzelle aus, in welcher ihre Mutter lebte, und dringen in andre Darmzellen ein, um hier heranzuwachsen und sich dann in derselben Weise fortzupflanzen wie ihre Mutter, oder um, schon bevor sie die Größe der Mutter erreicht haben, in der beschriebenen Weise zu zerfallen. —

Der homogenen steht die

β) heterogene Conitomie gegenüber. Als heterogen ist diese Form der Teilung deshalb zu bezeichnen, weil die durch sie entstandenen Töchter der Mutter nicht gleichen. Dabei können die heteromorphen Töchter wieder entweder zeitlebens von der Mutter verschieden bleiben (ametabologene Conitomie von *Polystomella* und andern Foraminiferen), oder später die Gestalt der Mutter annehmen (metabologene Conitomie der Radiolarien).

Für die ametabologene Conitomie wählen wir aus den Foraminiferen *Polystomella* als Beispiel. Man unterscheidet bekanntlich zwei verschiedene voneinander abstammende Formen: die megalosphärische mit verhältnismäßig großer erster Schalenkammer und großem Principalkern; die microsphärische mit kleiner erster Schalenkammer, (Centralkammer, Embryonalkammer) und zahlreichen kleinen Kernen ohne Principalkern. Beide pflanzen sich in verschiedener Weise fort und entstehen auf verschiedenen Wegen. Uns interessiert hier nur die agame (ungeschlechtliche) Fortpflanzung der microsphärischen Form. Ihr Weichkörper zerfällt in der Schale und verläßt diese in Gestalt zahlreicher Töchter, die sich unter Aussendung von Pseudopodien bewegen und zunächst noch keine Schale besitzen oder eine solche schon in der mütterlichen Schale ausgebildet haben (»Pseudopodiosporen«). Die Schale, welche die Nachkommen der microsphärischen Form aufbauen, ist im Gegensatze zu der Schale ihrer Mutter megalosphärisch, hat also eine große erste Kammer, und der

Plasmaleib der »Embryonen« enthält nur den Principalkern, der ihrer Mutter fehlt. Da somit die direkten Nachkommen der microsphärischen Form die Charaktere der megalosphärischen besitzen und zeitlebens behalten, ist ihre Entstehung als dauernd heterogene oder ametabologene Conitomie zu bezeichnen.

Von einer vorübergehend heterogenen oder metabologenen Conitomie können wir bei denjenigen Radiolarien sprechen, bei welchen die der Mutter nicht gleichenden Fortpflanzungskörper später die Gestalt der Mutter annehmen. Natürlich kommen hier nur ungeschlechtliche Nachkommen für uns in Frage, und die Möglichkeit ihres Vorkommens muß so lange zugegeben werden, wie wir über ihr späteres Schicksal nichts Sicheres wissen. Allerdings liegt die Annahme nahe, daß die Flagellosporen (Isosporen, Schwärmer) gar nicht als ungeschlechtliche Fortpflanzungskörper angesehen werden müssen, vielmehr entweder als parthenogenetische Erzeugnisse ihrer Mutter gedeutet werden können, welche die Befruchtungsbedürftigkeit secundär aufgegeben haben und somit unter denselben Gesichtspunkt fallen wie die parthenogenetischen Eier der Metazoen; oder als Isogameten, die mit andern ihnen gleichenden Isogameten copulieren. Leider läßt diese Frage sich zur Zeit nicht beantworten. Die Annahme, daß bei den Radiolarien vorübergehend heterogene Conitomie vorkomme, ist deshalb als eine vorläufige zu bewerten.

Der Prozeß dieser Fortpflanzung vollzieht sich in der Weise, daß sich der Inhalt der Centralkapsel in zahlreiche gekernte Töchter aufteilt, nachdem sich den Angaben nach zunächst der Kern durch wiederholte mitotische oder amitotische Teilung oder durch multiplen Zerfall vermehrt hat. Die als Fortpflanzungskörper entstehenden Isosporen nehmen eine mehr oder minder gestreckte, ovale oder bohnenförmige Gestalt an (D., Fig. 586 *A*, *B*, *C*, S. 649) und enthalten häufig je einen kristallartigen Körper, weshalb sie als Kristallschwärmer bezeichnet worden sind. Als Bewegungsorganelle besitzen sie Flagellen, sind also ganz anders organisiert als ihre Mutter, deren Gestalt sie aber später, wie man annimmt, gewinnen. Sie schwärmen aus ihrer Mutter aus, deren absterbender Rest (Calymma) ebenso wie die Centralkapsel und das Skelet ungeteilt zurückbleiben.

B. Heterotomie. Wir wenden uns nunmehr der Heterotomie zu, einem Teilungsvorgange, der vielfach, wie nachgewiesen wurde, irrtümlich als Knospung aufgefaßt worden ist und wird. Bei der Heterotomie sind die Teilstücke einander nicht gleich. Entweder bestehen nur Größenunterschiede zwischen den Epigonen, oder eine

Gruppe untereinander gleich organisierter Individuen ist von einer einzigen der gemeinsamen Mutter gleichenden Schwester durch ihre Organisation verschieden, wobei an die Stelle der Gruppe ein einziges Tochterindividuum treten kann, das dauernd oder vorübergehend von seiner Schwester verschieden ist. Die Heterotomie ist eine Ungleichteilung (ungleiche Zweiteilung), durch deren schnelle Wiederholung Ketten nach Art polytomisch entstandener Tierserien entstehen können, in welchen dann aber die Reihenfolge der Individuen anders ist, wie dies bei der Besprechung der Polytomie schon auseinandergesetzt und durch Schemata erläutert worden ist.

1. Die homogene Heterotomie ist als seriale von der Polytomie deutlich durch die andre Reihenfolge der Teilstücke verschieden. Von der heterogenen Heterotomie unterscheidet sie sich durch die Gleichheit der höchstens in ihrer Größe verschiedenen Teilstücke.

Die homogene Heterotomie ist holotomisch. Wir unterscheiden als diffuse die Art der homogenen Heterotomie, bei welcher keine gemeinsame Achse durch die Töchter hindurchgelegt werden kann, während bei der serialen homogenen Heterotomie die Längsachse der Mutter mit der Längsachse der Töchter identisch bleibt; daher ist die Teilung im letzteren Falle eine Querteilung und kann als plagiotomische Heterotomie der diffusen (»Plasmotomie«) gegenübergestellt werden.

Ein Beispiel für die diffuse Heterotomie liefert unter den Protozoen *Myxidium lieberkühni* Bütschli, ein vielkerniges Myxosporidium aus der Harnblase des Hechtes. Die Teilstücke entstehen in größerer Anzahl als hervorquellende und sich schließlich von dem größeren Teilstücke abschnürende Vorwölbungen, deren jede von vornherein der gemeinsamen Mutter und dem größten Teilstücke darin gleicht, daß sie mehrere Kerne enthält.

Zunächst erinnert diese Fortpflanzung an eine Knospung; aber die Entstehung der »Knospen« beruht nicht auf einem (für sie specifischen) Wachstum. Die »multiple Knospung« von *Myxidium* (zuerst von Cohn, Zool. Jahrb. IX. Bd. 1895 beschrieben), läßt den Angaben nach ein »Muttertier« übrig, welches größer ist als alle übrigen Individuen. Da die »Mutter« aber durch Abschnürung der Teilstücke kleiner wird, kann es sich nicht um eine Knospung handeln, vielmehr wird diese Fortpflanzung als ein Fall der Heterotomie beurteilt werden müssen. Da die eine Tochter sich nur durch ihre Größe von allen übrigen unterscheidet, so wird diese Heterotomie als homogene bezeichnet werden können. Doflein nennt diese Fortpflan-

zungsform »Plasmotomie« (Zool. Jahrb. Anat. XI. Bd. S. 317. 1898) und will sie von der gewöhnlichen Zweiteilung und der Knospung namentlich mit Rücksicht auf die Tatsache, daß hier eine vielkernige Zelle ohne begleitende Kernteilung in vielkernige Teilstücke zerfällt, unterschieden wissen. — Daß hier eine Form der Teilung, keine Knospung vorliegt, ergibt sich nicht nur aus dem Kleinerwerden (also Nichtintaktbleiben) der »Mutter«, sondern auch aus der Möglichkeit, die Plasmotomie von einer (»plasmotomischen«) Zweiteilung (*Chloromyxum*) abzuleiten (vgl. Doflein l. c.).

Für die plagiotomische homogene Heterotomie mögen *Nais* und *Gonactinia* als Beispiele dienen. In der Nähe des Hinterendes von *Stylaria lacustris* L. (*Nais proboscidea* Müll.) tritt die erste Teilungsebene auf, welche zwei ungleich große Töchter entstehen läßt. Die vordere größere Tochter teilt sich wieder ebenso heterotomisch usw., bis schließlich eine Kette uniserial angeordneter Töchter (bis acht Individuen) gebildet ist, von denen die zuletzt entstandene kleinste der größten vorderen am nächsten, die zuerst entstandenen beiden Töchter terminal liegen und voneinander durch alle übrigen von vorn nach hinten an Größe und Alter zunehmenden Teilstücke gesondert sind (vgl. ev. Fig. 2, Taf. I in O. F. Müller, Von Würmern des süßen und salzigen Wassers, Kopenhagen 1771). — Wenn man diese Fortpflanzungsart Strobilation nennen will, so ist sie als homogene Strobilation von denjenigen Knospungsarten zu unterscheiden, die wir als Strobilation bezeichnen wollen.

Zu dieser selben Art der Teilung ist die ungeschlechtliche Vermehrung von *Gonactinia* zu rechnen, wenn mehr als zwei Teilstücke entstehen. Bei ihr kann die paratomische Hemitomie dadurch zu einer Heterotomie werden, daß die orale Tochter, bevor sie sich von der basalen abschnürt, ihrerseits unter Ausbildung neuer Tentakeln in ihrer Körpermitte zur Teilung schreitet (K. u. H., Fig. 337, S. 497).

Sieht man die Strobilation entgegen der hier vertretenen Auffassung als eine Form der Knospung an, so wäre auch die heterotomisch-paratomische Fortpflanzung von *Gonactinia* eine Knospung. Es müßte dann das oral gelegene Teilstück als Mutter der beiden aboral gelegenen angesehen werden. So betrachtet, würde sich wieder ergeben, daß zwischen der Knospung nach der gewöhnlichen Fassung und der Teilung kein greifbarer Unterschied bestehe, und man würde zu der Konsequenz gelangen, daß die Fortpflanzung von *Gonactinia*, die eine typische Teilung ist, nicht wesensverschieden von der echten Knospung sei, wie sie z. B. bei *Hydra* vorliegt. Die Heterotomie von

Gonactinia aber geht unzweifelhaft aus einer Hemitomie hervor, indem sich die eine der hemitomisch entstandenen Töchter wieder hemitomisch teilt, bevor noch die erste Teilung vollständig geworden ist. Von der Polytomie unterscheidet sie sich trotz annähernd gleicher Größe und übereinstimmender Organisation der entstandenen Individuen durch die Reihenfolge der Teilstücke. Teilte sich die basale Schwester ebenso wie die apicale, so läge eine Polytomie vor. Da die Teilstücke sich nur durch Größendifferenzen unterscheiden, ist die Heterotomie hier als homogene zu bezeichnen. — Außerdem vermag sich *Gonactinia prolifera* Sars durch laterale Knospung zu vermehren.

Nais und *Gonactinia* dienten uns als Beispiele für die holotomische homogene Heterotomie. Diese würde zu einer merotomischen werden, wenn die entstandenen Teilstücke sich nicht voneinander sonderten. Dieser Fall scheint indessen nicht vorzukommen und könnte wohl nur in Verbindung mit andern Formen monogonischer Fortpflanzung existieren, weil sonst rein uniserial gebaute Stöcke entstehen würden, die nur unter schwer vorstellbaren Bedingungen existenzfähig sein könnten. Eine merotomische homogene Heterotomie könnte unter den Bryozoen von *Urnatella gracilis* Leidy (K. u. H., S. 660) vorgetäuscht werden. Hier entstehen durch terminale homogene Knospung Serien bildende Individuen, welche von den Polypiden durch negative Merkmale verschieden sind und weder den Tentakelapparat, noch einen Darm besitzen (»Caularien«). Sie setzen sich durch Scheidewände voneinander ab und machen ganz den Eindruck, als wären sie durch Teilung entstanden. Schon die Tatsache, daß bei den Bryozoen die Knospung herrscht, legt es nahe, daß diese Komponenten der Kolonie als heteromorphe Knospen anzusehen seien, die untereinander gleich bleiben. Dazu kommt noch, daß die Reihenfolge dieser Personen weder mit der übereinstimmt, die bei der serialen Polytomie, noch mit der, die bei der Heterotomie vorliegt. Dies ist einer der Fälle, der aus besonderen Gründen zwar die Beurteilung erschwert, ob Teilung oder Knospung vorliege (weil die Knospen terminal entstehen und serial verbunden bleiben), der aber keineswegs als Übergang zwischen Teilung und Knospung angesehen werden kann (vgl. unten, heterogene Knospung der Bryozoen).

Anmerkung: Wer die Segmentierung der Anneliden und ihrer Descendenten als auf ungeschlechtlicher Vermehrung beruhend auffaßt und dementsprechend den metamer gegliederten Körper als »Cormus« oder serialen Tierstock ansieht (Anhänger der Cormentheorie),

müßte die Segmentbildung als unvollständige Heterotomie bezeichnen, ohne doch streng genommen ein Recht zu haben, sie dieser völlig gleich zu setzen. Die Segmentierung ist indessen nach meiner Überzeugung keineswegs das Resultat eines monogonischen Prozesses; vielmehr stelle ich mich auf den wohlbegründeten Standpunkt LANGS, daß die Metamerie unter Vermittlung der sogenannten Pseudometamerie von der Cyclomerie (dem radiären Bau) abzuleiten sei. (Vgl. LANG, Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jena. Zeitschr. für Naturw. Bd. XXXVIII. N. F. Bd. XXXI. 1903).

2. Heterogene Heterotomie. — Bei der nunmehr zu besprechenden heterogenen Heterotomie treten außer Größendifferenzen noch andre Unterschiede der entstehenden Nachkommen hervor. Sind diese vorübergehend und werden die heteromorphen Teilstücke schließlich der Mutter gleich, so haben wir eine metabologene Heterotomie vor uns. Diese kann epigen sein, dann sind die kleineren Töchter, die sich selbst zunächst nicht wieder teilen, bei ihrer Trennung von dem mit der Teilung fortfahrenden Individuum durch negative Merkmale verschieden, die später verschwinden, indem alle Teilstücke schließlich einander gleich werden. Zu dieser Art der Teilung wird man die ungeschlechtliche Vermehrung von *Hypolytus peregrinus* Murbach (K. u. H., S. 576) zählen müssen. Tatsächlich sind hier die basalen Teilstücke von dem oralen nur durch negative Merkmale verschieden, und es handelt sich um einen ausgesprochen architomischen Vorgang. Den abgeschnürten basalen Teilstücken (»Blastolyten«) fehlen die Tentakeln und der Mund; und erst indem sie diese Organe ausbilden und heranwachsen, nehmen sie nachträglich die Gestalt der Mutter an, welche das apicale Teilstück unter Abzug des durch die Teilungen erlittenen Verlustes beibehält. Diese von MURBACH (Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLII. 1899. S. 341) beschriebene Fortpflanzung erscheint als eine Modifikation der homogenen Heterotomie, indem sie dieser gegenüber ein augenfällig architomischer Prozeß ist.

Auch bei den Protozoen kommt die epigene Heterotomie vor, z. B. bei *Acanthocystis aculeata* Hertw. u. Lesser. Im Gegensatze zur Hemitomie, die wir bei demselben Heliozoon schon besprochen haben, ist an dem Fortpflanzungsvorgange das Centralkorn völlig unbeteiligt. Dementsprechend ist auch die Teilung des Kerns, welche der Heterotomie vorausgeht, keine karyokinetische, sondern erfolgt auf direktem Wege, und der Kern des heteromorphen Teilstückes ist oft kleiner als der Kern des homomorphen (der Mutter gleichen-

den) Individuums. Die Teilung des Kerns kann sich schon wiederholen, noch bevor der Teilungsprozeß am Cytoplasma begonnen hat, weshalb die Mutter, die übrigens ihre Pseudopodien nicht einzieht, vorübergehend mehrkernig erscheint, stets aber nur ein einziges Centralkorn besitzt. Der kleinere Tochterkern (oder deren mehrere) wandert dann an die Peripherie des Mutterkörpers, wölbt hier Plasma und Nadeln des Kieselskelets vor, und die heteromorphen Teilstücke schnüren sich schließlich unter Vervollkommnung des Skelets von dem größeren, der Mutter gleichenden Teilstücke ab, mit dem sie vorübergehend eine Kolonie gebildet haben. Da sich das Centralkorn nicht teilt, sondern in dem größten Teilstücke verbleibt, unterscheidet sich jedes kleinere Teilstück von der gemeinsamen Mutter durch den Mangel dieses Zellorgans, das erst nach einer Ruhepause von 3—4 Tagen im Kern entsteht, worauf dann jedes heteromorphe Teilstück unter Ausbildung der Pseudopodien das Leben der Mutter zu führen beginnt und heranwächst. — Da das Centralkorn in den heteromorphen Individuen anfangs fehlt, wird man von einer heterogenen Teilung sprechen müssen, die sich nach der gegebenen Definition als epigene Heterotomie erweist.

Man kann wohl nicht in Zweifel sein, daß die besprochene Teilung von *Acanthocystis* auch wirklich mit Hertwig (Jena. Zeitschr. f. Naturw. XI. Bd. 1877) gegen Schaudinn (Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1896, S. 121) als solche angesehen werden könne. Leider sind Schaudinns Figuren (l. c., S. 120) nicht mit Vergrößerungsangaben versehen, und auch der Text gibt keinen Aufschluß darüber, ob das Heliozoon bei der »Knospen«bildung an Größe verliere oder nicht. Dennoch glaube ich aus Hertwigs und Schaudinns Mitteilungen und Figuren entnehmen zu dürfen, daß das Heliozoon bei der Teilung (»Knospung«) Individuen liefere, die sämtlich kleiner sind als die Stammutter, und daß eben dadurch die fragliche Fortpflanzungsform als Teilung charakterisiert werde, bei der keine intakte Mutter erhalten bleibt.

Wird die metabologene Heterotomie im Gegensatze zu der epigenen eine metagene, so sind die Teilstücke, die nicht im ganzen die mütterliche Organisation behalten, durch positive Merkmale von der gemeinsamen Mutter verschieden, werden jedoch später der Mutter gleich, indem diese positiven Merkmale verschwinden und das Teilstück sich metamorphosiert.

Die metagene Heterotomie kann eine exotomische und endotomische sein. Im ersteren Falle findet keine Verlagerung der Tei-

lungsebene statt: diese schneidet die Teilhälften einfach auseinander. Im zweiten Falle aber schält die Teilungsfläche die eine Tochter aus dem Leibe der Mutter heraus, und die endotomische erscheint als eine Modifikation der exotomischen Teilung. Wie sehr auch die endotomische Heterotomie einer Knospung zu gleichen scheint, ist sie doch von der exotomischen, die unzweifelhaft das Bild der Teilung zeigt, ableitbar und somit selbst eine Form der Teilung, wie oben ausgeführt worden ist.

Als Beispiel für die exotomische Heterotomie diene uns *Sphraerophrya pusilla* Cl. u. L. (D., S. 994). Sie kann sich hemitomisch teilen. Diese Hemitomie wird zu einer Heterotomie, indem die eine Teilhälfte durch Ausbildung von Cilien zum »Schwärmer« und hierdurch von der andern Teilhälfte durch positive Merkmale verschieden wird. Nach dem späteren Verschwinden der Cilien gewinnt der »Schwärmer« die Charaktere eines Suctoriums.

Ein zweites Beispiel ist *Acanthocystis aculeata* Hertw. u. Lesser, bei welcher, wie wir sahen, auch eine epigene Heterotomie vorkommt. Bei den heteromorphen kleineren Teilstücken treten Flagellen auf. Die so entstandenen flagellaten Individuen verlassen ihre Kieselhülle in Gestalt eines mit zwei Geißeln ausgerüsteten Schwärmers, um dann erst amöboid zu werden und schließlich nach Verlust ihrer Geißeln zu der Form ihrer Mutter und ihrer größeren Schwester zurückzukehren (Schaudinn, Verh. Deutsch. Zool. Ges. Bonn 1896).

Die endotomische Heterotomie kann wieder digen oder polygen sein, d. h. es entsteht nur ein »Schwärmer« (*Tocophrya quadripartita* Clp. u. A.) oder es werden mehrere »Schwärmer« gebildet (*Ophryodendron*).

Bei *Tocophrya quadripartita* Clp. u. Lchm. beginnt nach Bütschli (Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. X. 1876) die Schwärmerbildung mit einer kleinen Einsenkung in der Mitte der apicalen (dem fixierten Pole gegenüberliegenden) Fläche (L., Fig. 195, S. 185), die sich vertieft und erweitert, aber mit der Außenwelt durch eine enge Öffnung verbunden bleibt. Der Boden dieser Einsenkung (»Bruthöhle«) wird zum »Schwärmer«, der nirgends über die Peripherie des Mutterkörpers hinausragt. Indem die Höhlung den »Schwärmer« basalwärts umfaßt, wird dieser aus dem mütterlichen Cytoplasma herausgeschält und erhält einen seinen Körper umfassenden Wimperbogen. Die Hälfte des sich teilenden Macronucleus tritt in den »Schwärmer« über, die letzte Verbindungsbrücke am Boden der Bruthöhle, die beide Schwestern noch zusammenhält, schnürt sich durch, und die nun-

mehr selbständige orale Tochter liegt frei in dem Brutraume der andern Tochter. Ihr Wimperbogen schließt sich zu einem Wimperringe, dessen Cilien schlagen und den »Schwärmer« in rotierende Bewegung setzen. Da die enge Öffnung, durch welche die Bruthöhle mit der Außenwelt kommuniziert, den Schwärmer nicht ohne weiteres durchläßt, kommt es zu einem »Geburtsakt«, bei welchem die sessile Schwester die Anstrengungen des ins Freie strebenden »Schwärmers« unterstützt. — Die Unterschiede zwischen der frei schwimmenden und der festsitzenden Tochter veranschaulicht die letztzitierte Figur. Wie bei allen Suctorien wird der ciliate »Schwärmer« später, indem er sich festsetzt, zu einem der Schwester und gemeinsamen Mutter gleichenden cilienlosen, aber mit Saugtentakeln ausgestatteten Individuum.

Treten statt des einen gleichzeitig mehrere »Schwärmer« auf, so haben wir eine polygene innere Heterotomie vor uns, die ebenfalls bei den Suctorien vorkommt. Entweder tritt dann für jeden »Schwärmer« eine besondere Bruthöhle auf (*Dendrosoma*), oder in einer Bruthöhle entstehen mehrere »Schwärmer«, die nacheinander die Bruthöhle verlassen.

Die polygene innere Heterotomie von *Ophryodendron abietinum* Clap. u. Lachm. ist nur eine Modifikation der endotomisch-digenen Teilung; denn der zuerst gebildete »Schwärmer« teilt sich noch in der Bruthöhle hemitomisch, und durch weiteren hemitomischen Zerfall der so entstandenen beiden »Schwärmer« können 16—20 Individuen gebildet werden, bevor sie die Bruthöhle verlassen. — In andern Fällen tritt keine Kombination von Hetero- und Hemitomie auf, sondern die Befunde deuten darauf hin, daß bei marinen Acineten nacheinander mehrere »Schwärmer« entstehen, die alle auf heterotomischem Wege von dem sessilen Teilstücke successive abgeschnürt werden und noch einige Zeit in der gemeinsamen Bruthöhle verbleiben.

Als ametabologene Heterotomie bezeichne ich die Teilung dann, wenn die heterotomisch entstandenen Teilstücke zeitlebens verschieden bleiben, also nicht nach ihrem Freiwerden die Gestalt der Mutter gewinnen.

Bei der oralen ametabologenen Heterotomie liegt die Teilungsebene vor der Körpermitte, d. h. dem oralen Körperende näher. Man hat diesen Fortpflanzungsmodus als Strobilation bezeichnet, ein Name, der sich eingebürgert hat und deshalb auch hier beibehalten werden soll. Findet eine einmalige Teilung statt, so ist die Strobilation monodisk, wiederholen sich die Teilungen schnell nacheinander, bevor die Trennung durchgeführt wird, so ist die Strobilation poly-

disk und führt vorübergehend zur Entstehung einer serialen Kolonie oder Tierkette.

Ein Beispiel für die monodiske Strobilation liefern die Scyphozoen. Der Vorgang ist der gleiche wie bei der polydisken Strobilation dieser Tiere, nur mit dem unwesentlichen Unterschiede, daß eine einzige Ephyra gebildet wird. Beide Strobilationsformen kommen bei derselben Art vor.

Die orale polydiske Strobilation der Scyphostomen vollzieht sich in der bekannten Weise: der Polyp, das Scyphostoma, der bei der oben erwähnten monodisken Strobilation nur eine junge Meduse (*Ephyra*) abschnürt, nachdem die künftigen Randlappen der Meduse am Peristomfelde ausgebildet sind, die Proboscis (der Mundkegel) des Polypen zum Manubrium der Meduse und das Gastralraumsystem des Polypen weitgehend umgebildet worden ist, schnürt statt der einen mehrere Ephyren ab, indem sich die erwähnten Prozesse so schnell wiederholen, daß sich die erste (orale) Ephyra noch nicht abgelöst hat, wenn die letzte (basale) schon gebildet ist. Infolge dieser schnell wiederholten monodisken Strobilation, als welche sich die polydiske Strobilation erweist, entsteht vorübergehend ein Tierstock (Strobila), an welchem das basale Teilstück (Polyp) von den übrigen Teilstücken sehr auffallend verschieden ist. Nachdem die heteromorphen Teilstücke (Ephyren) frei geworden sind, bleibt das basale Teilstück (Polyp) als von den Ephyren dauernd verschiedenes Tier erhalten und nimmt unter Ausbildung der Proboscis, des Peristomfeldes und der Tentakeln die Gestalt wieder an, die es vor der Strobilation besaß.

Da bei dieser Fortpflanzung die Integrität des Polypen (der Stammmutter) keineswegs gewahrt bleibt, da ferner dessen Präexistenz nach der Ausbildung der ersten Ephyra den übrigen Ephyren gegenüber nicht behauptet werden kann, weil der Polyp nach der ersten Teilung (Ephyrabildung) als präexistentes Individuum zu existieren aufgehört hat und mit der ersten Ephyra, dann mit der zweiten, dritten usw. gleichaltrig weil deren Schwester ist; weil somit die Mutter bei jeder Entstehung einer neuen Ephyra nur in ihren beiden heteromorphen Töchtern fortlebt und die Ephyra ursprünglich infolge normalen (nicht für sie spezifischen lokalen) Wachstums des Polypen, dessen Oralende sie repräsentiert, entstanden ist, kann die Strobilation nur als Teilung angesehen werden. Die Knospung erscheint als ein von dem hier beobachteten durchaus wesensverschiedener Vorgang. Daran kann die Tatsache nichts ändern, daß die oralen Teilstücke sich unter spezifischem Wachstum umbilden und zu heteromorphen Individuen

werden. Diese Formverschiedenheit zwischen Scyphostoma und Ephyra geht sehr weit und wird mit dem Wachstum der frei gewornenen Teilstücke immer größer. An die Hauptunterschiede braucht hier nur erinnert zu werden.

Der Polyp ist eine aus dem Ei der artgleichen Meduse hervorgegangene, also geschlechtlich erzeugte festsitzende Form, der ihre Sessilität der freien Meduse gegenüber die Hauptcharaktere aufprägt. Die Ephyren sind junge, noch nicht geschlechtsreife Medusen, die während ihres freien Lebens im Meere aktiv schwimmend eine weitere Entwicklung durchmachen, die uns hier nur insofern interessiert, als sie die Meduse dem Polypen nur noch unähnlicher werden läßt. Als selbsttätig frei schwimmender Organismus muß die Ephyra natürlich ganz anders organisiert sein als der Polyp, und daß die heteromorphen Teilstücke hier in der Tat ganz verschiedene Tiere sind, geht aus einem Vergleiche des Polypen mit der Meduse, der an dieser Stelle nicht durchgeführt zu werden braucht, klar hervor. Der ametabologene Charakter der Strobilation liegt darin, daß die frei gewordenen Teilstücke niemals später die Gestalt des aboralen Polypen und der gemeinsamen Stammutter annehmen. Natürlich bleiben beide Formen trotz ihrer weitgehenden Verschiedenheit artgleich, und der Satz, daß jedes Tier bei seiner Fortpflanzung artgleiche Nachkommen hervorbringe, hat auch in diesem scheinbaren Ausnahmefalle seine Gültigkeit.

Claus (Untersuchungen über die Organisation und Entwickl. d. Medusen. Leipzig 1883) führt über seine Auffassung der Strobilation (S. 16) folgendes aus:

»Zum richtigen Verständnis der Strobilationserscheinungen ist vor allem die Tatsache in Erinnerung zu bringen, daß die Neubildung einer Ephyra an der Mundscheibe des Scyphostoma innerhalb des diesem angehörigen Tentakelkranzes in keinem einzigen Falle nachgewiesen ist. Es gibt keine terminale Ephyraknospung an der Oralscheibe des Scyphostomapolypen, vielmehr sind die Anlagen der Ephyrascheibe Abschnitte des Scyphostomaleibes selbst, welche sich außerhalb des Tentakelkranzes durch Einschnürung der Becherwand absetzen und als Teilstücke des Ephyraleibes zur Sonderung gelangen.«

Im Gegensatze zu Haeckel weist Claus darauf hin, daß »tatsächlich das zur Ephyra werdende Endstück der ,monodisken' Strobila . . . kein jüngeres Wachstumsprodukt des Scyphostoma, sondern die vordere Körperhälfte desselben ist, welche sich nach vorausgegangenem gleichmäßigen Wachstum des Scyphostomaleibes durch Einschnürung abgesetzt hat und als Teilstück loszulösen anschickt.

Mit der Lostrennung desselben ist ferner das elterliche Individuum als solches vernichtet und in zwei neue Individuen zerfallen, indem auch das hintere Individuum nur einem Teilstücke des elterlichen entspricht. Beide Spaltungsprodukte sind einander koordiniert, da der Basalstummel mit oder ohne Tentakelkranz doch im wesentlichen dem einer Qualle gleichwertigen Organismus eines Polypen entspricht. Beide, Ephyra und Polyp, sind demnach in ihrer gegenseitigen Beziehung einem in Querteilung begriffenen Infusorium vergleichbar, von welchem lediglich das eine Teilstück Mund und adorale Wimperzone besitzt, das andre noch solcher entbehrt oder dieselben erst in der Bildung begriffen zeigt. Wollte man aber den einen Abschnitt für älter als den andern erklären und diesen jenem subordinieren, so dürfte mit größerem Rechte der hintere unvollständigere Abschnitt als der jüngere Teil betrachtet und dann einer Terminalknospe verglichen werden können. In Wahrheit aber sind beide, ontogenetisch betrachtet, gleichaltrig und einander gleichwertig. Der vordere aber differenziert sich früher zu einer als Meduse frei werdenden Form, während der hintere sich später regeneriert und vervollständigt.«

Aus den zitierten Abschnitten geht hervor, daß und mit welchem Rechte Claus in der Strobilation eine Teilung sieht. Daß auch Götte (Entwicklungsgesch. der *Aurelia aurita* usw. Leipzig 1887) diese Auffassung teilt, bezeugt er in folgenden Sätzen (S. 50):

»Da die erste Ephyrascheibe nur der weiter entwickelte orale Abschnitt des Scyphostoma ist, so kann sie natürlich in keiner Weise als eine Knospe aufgefaßt werden. Das, was an ihr an Knospung erinnert, z. B. das Hervorwachsen des Lappenkranzes, gehört ebenso wie das vorausgegangene Hervorwachsen der Tentakeln des Scyphostoma — beides wohl auch nach freierem Sprachgebrauch ‚Hervorknospen' genannt — einfach zur fortschreitenden Entwicklung des ganzen identisch bleibenden Abschnittes. Folglich kann auch die Ablösung der ersten Ephyra nichts andres sein als die Trennung zweier in Entwicklung begriffener, aber schon vorher bestandener Abschnitte eines Organismus oder einfache Teilung. An dem zurückbleibenden Stiel der monodisken Larven entsteht aber die neue Ephyra genau in derselben Weise wie die erste durch eine Umbildung seines ursprünglichen oralen Abschnittes in eine Scyphostomascheibe, welche sich erst secundär in eine Ephyrascheibe verwandelt. Für die Ephyrabildung der monodisken Larven muß also die Knospung durchweg in Abrede gestellt werden. Bei der Übereinstimmung dieser Bildung bei den mono- und polydisken Larven gilt aber für die letzteren notwendig

dasselbe wie für die ersteren. Die Ephyrascheibe entsteht also nirgends durch Knospung und daher ist die Strobilation in allen Fällen eine einfache Teilung in Entwicklung begriffener Larven.«

Wenn bei der ametabologenen Heterotomie die Teilungsebene aboralwärts verlagert wird und dann hinter der Mitte liegt, so können wir sie als aborale Strobilation bezeichnen. Beispiele für diese Art ungeschlechtlicher Fortpflanzung liefern uns unter den Würmern die Syllideen. Wenn bei *Autolytus* (K. u. H., Fig. 438 *A*, S. 613) da von einer Teilung, nicht von einer Knospung gesprochen werden muß, wo der größere hintere Teil des Körpers sich von dem kleineren vorderen abschnürt, so müssen wir diesen Fall nach unsrer Definition und im Vergleiche mit der Scyphostomateilung als aborale monodiske Strobilation auffassen. Das vordere Teilstück produziert keine Geschlechtszellen und ist auch morphologisch von dem zum Geschlechtstier werdenden hinteren Teilstücke verschieden. Beide sind ungleiche (heteromorphe) Töchter derselben Mutter. Hier von einer Knospung sprechen zu wollen, nur weil das eine Teilstück größer ist als das andre, läßt sich nicht rechtfertigen; und welches Teilstück soll die »Mutter« sein? Das größere Geschlechtstier übernimmt ebenso gut einen Teil des Mutterkörpers wie das kleinere vordere. Ist dies letztere die »Mutter«, weil es den Kopf und das Vorderende der Stammutter behält, während das hintere Teilstück den Kopf neu bildet, so ist die »Mutter« kleiner als die »Tochter«. Sieht man das größere hintere Teilstück als »Mutter« an, so bildet sie ihren Kopf später als die »Tochter«. Präexistent ist weder die eine, noch die andre Tochter, sondern nur deren gemeinsame Mutter, die als Individuum nach der Teilung zu existieren aufgehört hat[1].

Deutlich bleibt dieser Vorgang auch da seinem ganzen Charakter nach eine Teilung, wo die Trennungsebene zwischen beiden Töchtern so weit hinten liegt, daß die hintere Tochter viel kleiner wird als die vordere. Bei gewissen *Autolytus*-Arten wird nun diese monodiske Strobilation dadurch zu einer polydisken, daß am Hinterende zahlreiche serial angeordnete Teilstücke entstehen, welche vorübergehend eine Kette bilden, weil die Ablösung der hintersten Tochter erst

---

[1] Wenn man die Proglottidenbildung der Cestoden als einen Akt monogonischer Fortpflanzung ansieht, so würde es sich um eine Art der Strobilation handeln. Wie diese zu bezeichnen wäre, habe ich zu ermitteln nicht die Pflicht, weil ich die Proglottidenbildung ebenso wenig wie die Segmentierung als Form einer monogonischen Proliferation ansehe. — Vgl. J. W. SPENGEL, Die Monozootie der Cestoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 82. Bd. 1905.

erfolgt, nachdem eine größere oder geringere Anzahl jüngerer Töchter angelegt worden ist. Die jüngste Tochter liegt stets dem sich fortgesetzt teilenden vorderen Individuum am nächsten und ist jedesmal dessen Schwester. Immer sind also die beiden vorderen Individuen gleichaltrig, die jüngsten und Schwestern als Töchter derselben Mutter. — Bei *Myrianida* (K. u. H., Fig. 440, S. 615) kann die Kette oder Strobila aus 30 Individuen bestehen. Auch hier repräsentiert das sich fortgesetzt teilende vordere Individuum die ungeschlechtliche Generation, während sich die ungeteilt bleibenden Töchter geschlechtlich fortpflanzen. Es soll jedoch vorkommen, daß auch das vorderste Individuum sich später zu einem Geschlechtstiere umwandelt.

Seeliger, der die Knospung in den meisten Fällen von einer Teilung ableiten zu können glaubt, meint in *Myrianida* eine Gattung vor sich zu haben, welche den Übergang zwischen beiden Fortpflanzungsarten zeige. Er äußert sich hierüber (Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1896, S. 44) wie folgt: »Noch weiter entfernen sich von der ursprünglichen Querteilung die Fortpflanzungserscheinungen bei den Syllideen. *Myrianida* bildet ebenfalls Strobilaketten. Das Muttertier gibt aber nach der Darstellung Malaquins (C. R. Acad. Paris. V. CXI. 1890. — Revue Biol. Lille 1891. — Mém. Soc. Lille 1893) nur das Aftersegment an das hinterste Kettentier ab und verliert bei der Zeugung aller andern Mitteltiere keine weiteren Segmente mehr, denn alle Individuen bilden sich ganz und gar aus der Substanz der Regenerationszone. Diese funktioniert hier in der Tat wie ein terminaler Stolo prolifer, und die ursprüngliche Teilung zeigt sich in einer so modifizierten Weise, daß alle Merkmale der typischen Knospung, aber keines mehr der typischen Teilung zutreffen. Die ursprüngliche Teilung ist in terminale Knospung übergegangen.«

Bei *Myrianida* teilt sich schon die Regenerationszone, die Teilungsebene wird hier also sehr weit nach hinten verlegt und die Teilungen folgen sehr schnell aufeinander. Daß hierdurch die Teilung zu einer Knospung werde, kann ich nicht zugeben; denn andernfalls müßte auch überall da eine Knospung angenommen werden können, wo bei typischer Teilung eine Regenerationszone zwischen zwei Teilstücken liegt. Es ist ein normales regeneratives Wachstum am Hinterende der vorderen Tochter, welches das Material für die übrigen (mittleren) Töchter liefert, kein vom normalen (individuellen) der Mutter abweichendes Wachstum, wie sehr ein solches auch durch die Lokalisierung am Hinterende vorgetäuscht wird. Daher sehe

ich in der Fortpflanzung von *Myrianida* mit KORSCHELT und HEIDER nur eine modifizierte Teilung, ohne aber mit diesen Autoren »von einem Übergang zwischen Teilung und Knospung« sprechen zu wollen.

II. Gemmatio (Knospung, Sprossung). Zu allen als Divisio zusammengefaßten bisher besprochenen Arten ungeschlechtlicher Vermehrung steht die Gemmatio oder Knospung in prinzipiellem Gegensatze, der eingangs schon erörtert worden ist. Es sei hier wiederholt, daß die Knospen durch ein für sie spezifisches lokales, von dem normalen der Mutter abweichendes Wachstum entstehen und daß diese Form der Monogonie von keiner Art der Teilung abgeleitet werden kann. Kombinationen kommen natürlich vor, d. h. dasselbe Tier kann sich sowohl durch Teilung, als auch durch Knospung fortpflanzen (z. B. *Gonactinia prolifera* Sars, Scyphostomen u. a.).

Zum Zwecke der Erzeugung von Nachkommen können nun entweder durch Knospung besondere Ausläufer (Stolonen) am Mutterkörper entwickelt werden, die dann in verschiedener Weise als proliferierende Stolonen die Töchter entstehen lassen, oder solche Stolonen treten nicht auf, und die Knospe entsteht direkt am Mutterkörper.

Eine vollkommen scharfe Definition des Stolo zu geben, erscheint zur Zeit kaum möglich, weil seine genetische Deutung oft auf Schwierigkeiten stößt. War der Stolo von vornherein ein Fortsatz des Mutterkörpers ohne den Wert einer Person, der im Dienste der Proliferation gebildet wurde? War er, was viel wahrscheinlicher ist, ursprünglich selbst eine Knospe, die zu einem fertigen Individuum wurde, dann aber selbst schon so frühzeitig zur monogonischen Fortpflanzung schritt, daß er seine Natur als Person verlor? Und beruht die Bildung des Stolo in allen Fällen (wie wohl sicher in vielen) auf einem Knospungsvorgang, oder nahm sie erst secundär diesen Charakter an, ursprünglich auf einer Teilung beruhend? Solange diese Fragen nicht beantwortet sind, wird es auch nicht möglich sein, zu einer scharfen Begriffsbestimmung der Stologonie zu gelangen, und es wird Fälle geben, denen gegenüber man in Zweifel bleibt, ob sie der Stologonie oder einer andern Form der Knospung zuzurechnen seien. Soviel aber können wir im Interesse einer systematischen Gruppierung einstweilen zur Kennzeichnung des Stolo festhalten, daß er selbst zwar am Mutterkörper direkt entsteht, die neuen Personen dagegen nicht an diesem, sondern am Stolo, und daß der Stolo ausschließlich im Dienste der Fortpflanzung steht.

Wenden wir dies z. B. auf die Hydrozoen an, um zu entscheiden, ob bei ihnen von einer stolonialen Knospung die Rede sein könne, so kommen wir zu einem negativen Resultate. Vergleichen wir den einfachen Stolo einer *Clavellina* mit den »Rhizostolonen« der Hydroiden, so ergibt sich folgender Unterschied: die Wurzelausläufer der Hydroiden dienen ebenso wie die Basalfortsätze der *Clavellina* zum Befestigen des Tierkörpers an der Unterlage. Während aber jeder Zweig der Hydrorhiza potentiell im Stande ist, eine Hydranthenknospe hervorzubringen, weil alle Zweige gleichen Bau haben und nichts anders sind als (im Gegensatze zu dem aufrechten Hydrocaulus) kriechende Cönosarkröhren, liegen die Verhältnisse bei *Clavellina* ganz anders. Hier ist nicht jeder Wurzelausläufer zur Proliferation fähig; vielmehr ist der Stolo von diesen verschieden, indem er erst zum Proliferationsorgan wird durch den Besitz eines den Wurzeln fehlenden Septums (Fortsatz des Epicardialrohres oder des linken Peribranchialsackes?). Während also bei *Clavellina* ein echter Stolo vorliegt, entspricht die Hydrorhiza nur dem Cönosark und somit dem Mauerblatte des Polypen; die rhizale Knospung, wie ich sie nennen will, ist nur eine modifizierte laterale Knospung, von der sie nicht wesentlich verschieden ist, da bei ihr ja die Knospen auch direkt am Mutterkörper entstehen.

Schwieriger erscheint die Abgrenzung der sogenannten stolonialen Knospung der Scyphostomen und Anthozoen (Actinarien, Alcyonarien). Es ist bis zu einem gewissen Grade der Willkür anheimgegeben, ob man bei den Scyphostomen von einer Stologonie sprechen wolle oder nicht. Ob die Knospen, durch eine mehr oder minder lang ausgezogene Basalpartie mit der Mutter verbunden, an deren Seitenwand in einiger Entfernung vom Fußpole oder als seitliche Ausläufer des Fußendes selbst erscheinen, wird als maßgebender Unterschied nicht bewertet werden können. In beiden Fällen wäre die Knospung entweder stolonial oder astolonial, denn die Lage allein macht den Stolo nicht zum Stolo. Wenn der sogenannte Stolo sich noch über die erste Knospe hinaus so fortsetzt, daß diese als seine Knospe und er selbst als Knospenträger erscheint, so kann doch der Stolofortsatz über den Knospenkörper hinaus wieder als Anlage einer zweiten Knospe an der Basis der ersten angesehen werden, und dann wird man nicht geneigt sein, von einem Stolo zu sprechen, wiewohl der Fall, der uns bei *Clavellina* vorliegt, ebenso gedeutet werden kann. Wir wissen bei den Scyphostomen sicher, daß die basale Knospung nur eine Modifikation der lateralen ist, die als fortgesetzte homogene Knospung

die Form einer Stologonie gewinnen kann; dabei erscheint dann der Stolo als ein Teil der Knospe, die Knospe nicht als ein Produkt des Stolo. Aber dies kann auch für die Stolonen der Tunicaten zutreffen und ein Unterschied ist so nicht zu gewinnen.

Sagt man, der echte Stolo weiche vom Bau des Mutterkörpers und der Knospe ab, so läßt sich auch hieraus ein befriedigendes Kriterium nicht gewinnen: die ersten Anlagen der Knospen am Stolo haben dessen Bau und sind trotz aller Homogeneität doch stets anfangs von ihrer Mutter verschieden. Ich sehe einstweilen keinen andern Ausweg, so sehr ich ihn zu betreten zögere, als willkürlich die in Rede stehende Knospungsart der Scyphostomen entweder als Stologonie oder als Astologonie einzuordnen, wobei ich niemandes persönlichem Urteile vorgreifen will und überhaupt diesen Standpunkt nur als einen vorläufigen so oder so zu verbessernden angesehen wissen möchte.

Auch in den sogenannten Stolonen der Alcyonarien vermag ich keine echten Stolonen zu erblicken. Soweit ich auf Beschreibungen[1] gestützt diesen Prozeß »stolonialer« Knospung zu beurteilen vermag, erinnert er zu sehr an die rhizale Knospung der Hydrozoen, als daß hier eine wirkliche Stologonie angenommen werden zu können scheint. G. v. Koch (Anatomie der *Clavularia prolifera* n. sp. in: Morphol. Jahrb. VII. Bd. 1882) sagt (S. 483): »Bei den Alcyonarien geschieht die ungeschlechtliche Fortpflanzung niemals durch Teilung oder durch direkte Knospenbildung, sondern immer indirekt durch Stolonen oder diesen homologe Bildungen.« — Ob und inwiefern diese Stolonen in Beziehungen zu den Rhizostolonen der Hydrozoen gesetzt werden können, mag der Spezialforschung zur Entscheidung anheimgegeben sein. Ich halte es für möglich, eine »stoloniale« Knospung von der Art, wie sie bei den Alcyonarien vorliegt, als eine Modifikation der rhizalen Knospung aufzufassen.

Außer bei den Tunicaten ist dann schließlich noch bei gewissen Bryozoen (*Pedicellina*, *Urnatella*, *Ascopodaria* usw.) von einer Stologonie die Rede gewesen. Bei der Knospung, wie sie Seeliger (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIX. 1890) für *Pedicellina* beschreibt, erscheint der »Stolo«, der am Stiele des Primärindividuums entsteht, als eine Knospe, an deren Ende sich ein zweites Individuum bildet, dessen Stiel der »Stolo« ist. Jeder neu entstehende »Stolo« wird zum Stiel eines neuen Individuums und gehört somit diesem selbst an, ist dessen

[1] G. v. Koch, Die Gorgoniden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golf von Neapel. XV. 1887 S. 5 e. s. u. a.

basaler Körperteil. Die »Stolonen« entsprechen also jeder durchaus dem Stiele des Primärindividuums: und gehört der Stiel als integrierender Bestandteil zum Körper des Individuums, so entstehen auch die Knospen (»Stolo« + Einzeltier) direkt am Körper der Mutter, und von einer Stologonie kann nicht wohl die Rede sein. Faßt man den »Stolo« als eine Knospe auf, an der erst das Zooecium durch Knospung seinerseits entstehe, so könnte der »Stolo« selbst als heteromorphe Person des Stockes gedeutet werden, wobei man zugunsten dieser Auffassung die Tatsache heranziehen könnte, daß eine, wenn auch unvollständige Abgrenzung des Stolo von dem Polypid stattfindet. In ihm einen Fortsatz des Mutterkörpers zu sehen, der nur im Interesse der Fortpflanzung gebildet worden sei, läßt der Vergleich mit dem Primärindividuum nicht zu.

Demzufolge will mir scheinen, als hätte man hier ebensowenig ein Recht, von einem Stolo zu sprechen, wie etwa bei der Knospung der Hydroidmeduse am Polypenstöckchen der Stiel, der die Meduse mit dem Cönosark verbindet, oder der Blastostyl, der die Medusenknospen trägt, als Stolonen bezeichnet werden können.

Wo die »Stolonen« (wie bei *Urnatella gracilis* Leidy) sich, serial aufeinander folgend, voneinander abgrenzen, wird man in jedem Gliede eine unvollständige Person, der das Zooecium fehlt, erblicken müssen. Ehlers (Abhandl. d. kgl. Gesellsch. d. Wiss. Göttingen, XXXVI. Bd. 1889/90) sagt (S. 11) über »Die Stolonen und ihre Glieder« u. a. folgendes: »Die Stolonen, an welche wie die Befestigung und Ausbreitung des Stockes, so auch dessen Wachstum durch Größenzunahme seiner einzelnen Teilstücke und durch ungeschlechtliche Vermehrung, Knospung, geknüpft ist, sind im allgemeinen fadenförmig und werden aus zwei ungleichen Arten von Gliedern zusammengesetzt, welche stets regelmäßig abwechselnd aufeinander folgen. In ihren jüngsten Entwicklungsstadien sind beide Arten der Form nach einander gleich, in ihrer vollendeten Ausbildung weichen sie derartig voneinander ab, daß nach den Hauptachsen, welche sich durch sie legen lassen, leicht die einfachen einachsigen Schaltglieder von den mehrachsigen kelchtragenden zu sondern sind. Beide Formen gehen bei dem Wachstum des Stockes auseinander hervor, so daß die einachsigen je ein mehrachsiges, die mehrachsigen aber in der Regel nicht mehr als drei einachsige zu erzeugen imstande sind« (vgl. Fig. 4, Taf. I, reproduziert bei K. u. H., S. 670, Fig. 479 *B*). S. 40: »Eine besondere Art von Außenknospung findet nun in dem statt, was ich als Stolonenknospung bezeichnen möchte. Diese Art tritt bei den stoloniferen

Bryozoen und den vielgliedrigen Pedicellineen auf. Ihr Wesen beruht darin, daß aus dem Leibe eines einzelnen Bryozoon oder einer Pedicellinee ein Ausläufer wächst, an welchem weiterhin auf dem Wege der Knospung voll ausgebildete Einzeltiere entstehen. Diese zur Knospenbildung befähigten Ausläufer werden aber durch die Entwicklung von Scheidewänden entweder völlig von dem Hohlraum des Tieres, aus dem sie hervorgehen und welches sie erzeugen, abgesondert (Stoloniferen) oder so weit, daß nur ein beschränkter Zusammenhang zwischen den sich in solcher Weise gliedernden Stolonen und den voll ausgebildeten Einzeltieren besteht. Diese Sonderung der Stolonen in einzelne Glieder kann man als eine besondere Art von Teilknospung bezeichnen.«

Der Umstand, daß die »Stolonen« wie Knospen entstehen, macht es wahrscheinlich, daß sie primär die Natur von Personen haben, deren Zoöcium nicht mehr entwickelt wurde; und dieser Eindruck wird verstärkt durch die Tatsache, daß sich die am »Stolo« entstandenen Personen ebenfalls von diesen abgrenzen können, wie die »Stolo«-glieder gegeneinander. Die sogenannten Stolonen und Stolonenglieder wären dann nichts andres als heteromorphe Personen des Stockes, und wenn an ihnen Zoöcien entstehen, so knospen sie direkt an der Körperwand einer unvollständigen Person, die nicht wohl als ein Stolo, ein bloßer proliferierender Ausläufer des Mutterkörpers angesehen werden kann, vielmehr selbst eine von der Tochter oder von ihrer Mutter und ihrer Tochter verschiedene mütterliche Person ist.

Von den Tunicaten wird noch die Rede sein.

Geschieht die Knospenbildung ohne eigentlichen Stolo prolifer, so nenne ich sie Astologonie; tritt ein echter Stolo prolifer auf, so heiße sie Stologonie.

A. Die Astologonie kann eine vollständige (perfekte s. komplette) sein oder unvollständig (imperfekt, inkomplett) bleiben. Im letzteren Falle entstehen Kolonien, die sich von den Teilungskolonien auffallend unterscheiden.

Ist die perfekte Astologonie homogen, so sind die Töchter bei der Ablösung von ihrer Mutter höchstens durch Größe verschieden, sonst aber ebenso organisiert, wenn auch z. B. die Anzahl der Tentakeln bei Polypen noch geringer sein kann und erst nach dem Selbständigwerden normal wird.

Bei der exogenen homogenen Knospung ragen die Töchter über die Peripherie des Mutterkörpers hinaus, bei der endogenen nicht. Die exogene Knospung kann lateral oder diffus sein. Ist sie lateral,

so entstehen die Knospen an der Seitenwand der Mutter und bilden Winkel mit der Längsachse des Mutterkörpers. Beispiele hierfür sind *Hydra, Dipurena, Lophocalyx, Oscarella* u. a. Bei den solitären Hydren verläuft die Knospung in der typischen Weise und zeigt deutlich die Merkmale, durch welche sich diese monogonische Fortpflanzung von allen Arten der Teilung unterscheidet. Die Knospe besteht aus denselben Gewebsschichten wie die Mutter; indem sie als lokale Ausstülpung der intakt bleibenden präexistenten Mutter durch für sie spezifisches Wachstum an Größe zunimmt, gewinnt sie unter Ausbildung der Tentakeln (als peristomalen schlauchförmigen Ausstülpungen ihrer Körperwand) und Durchbruch einer Mundöffnung in der Mitte ihrer freien Endfläche zwischen den Tentakeln die Gestalt ihrer Mutter. Wie bei jeder Knospung sind am Aufbau des Tochterkörpers nur somatische Zellen, keine Geschlechtszellen der Mutter aktiv beteiligt. Endlich löst sich die für ein selbständiges Leben vollkommen ausgestattete Knospe von ihrer Mutter ab, um erst im freien Zustande zu deren voller Größe heranzuwachsen, ihre Tentakeln zu vermehren und schließlich selbst wieder zur Knospenbildung zu schreiten. Es kommt indessen häufig vor, daß die Mutter schon eine zweite, dritte usw. Knospe entstehen läßt, bevor sich die erste Tochter gesondert hat, ja diese letztere kann ihrerseits schon eine Enkelknospe ausbilden, während sie noch an ihrer Mutter sitzt, und dann entstehen vorübergehend ziemlich individuenreiche kleine Stöcke, die sich aber schließlich immer wieder unter Freiwerden der Einzeltiere auflösen.

Dieselbe Form der Knospung begegnet uns auch bei Hydromedusen (vorwiegend Anthomedusen). So entstehen z. B. am Manubrium von *Dipurena dolichogaster* Haeckel (K. u. H., Fig. 398, S. 557) Medusen als seitliche Knospen, wobei sich die Knospenbildung nicht auf die Basis des Manubriums und das freie Mundende erstreckt. Die Töchter können auch hier schon Enkelknospen liefern, bevor sie sich von ihrer Mutter getrennt haben; infolgedessen entsteht dann vorübergehend eine kleine Medusenkolonie. Ein gewisser Unterschied der Hydrenknospung gegenüber würde sich bei der Medusenknospung insofern ergeben, als die Medusenknospe nur aus einem Keimblatte ihrer Mutter, dem Ectoderm, hervorgehen soll. Nach einer andern Auffassung (Braem) wäre bei den Margeliden die »Knospung« überhaupt kein ungeschlechtlicher Vorgang, da jede Knospe aus einem parthenogenetischen Ei hervorgehe. Dann müßte man hier eine Art des Lebendiggebärens annehmen, wenngleich die Töchter nicht im, sondern am Mutterkörper heranwachsen (»Gonoblastie«) und von ihm

ernährt werden. Weitere Untersuchungen haben diese Frage zu klären.

Als laterale vollständige Knospung würde auch die bei manchen Schwämmen beobachtete Fortpflanzungsart zu bezeichnen sein. Denn da bei diesen die Knospen weder am fixierten Pole noch auch am Osculum entstehen, wird man sie als Seitenknospen auffassen müssen. Bei *Polylophus philippinensis* Gray (K. u. H., Fig. 327, S. 482) wölben sich die Knospen über den Mutterkörper vor und bleiben mit diesem durch einen basalen Stiel oder schließlich nur noch durch einen Nadelschopf so lange verbunden, bis sie zu vollständigen kleinen Schwämmen mit Ectoderm, Mesenchym und Geißelkammern geworden sind, die auch schon die verschiedenen Nadelformen ihres Skelets besitzen und deren Osculum noch vor ihrer Ablösung durchbricht (F. E. Schulze Challenger Report Zool. Vol. XXI. 1887).

Auch bei *Oscarella lobularis* O. Schm. beobachtete F. E. Schulze (Zool. Anz. Bd. II. S. 636) Knospung: Von der Mutter lösen sich blasenförmige Körperchen ab und setzen sich fest, nachdem sie eine Zeit lang frei im Wasser flottiert haben, um dann zu einer neuen *Oscarella*-Kruste zu werden. Da diese Fortpflanzungskörper schon den typischen Bau und alle Gewebe ihrer Mutter besitzen, müssen wir hier von einer homogenen Knospung sprechen, wenngleich die Knospen anfangs insofern von der Mutter verschieden sind, als sie tagelang frei leben, um sich dann erst festzusetzen.

Diffus mag die Form der äußeren (exogenen) Knospung genannt werden, bei welcher die Knospen an beliebigen Stellen der Peripherie des mütterlichen Körpers entstehen können. Es bedarf kaum des Hinweises darauf, daß laterale und diffuse Knospung sich nur mit Rücksicht auf die Organisation der Mutter, an der die Nachkommen entstehen, voneinander unterscheiden. Die Beschaffenheit des Mutterkörpers bedingt den Ort der Entstehung der Knospen, ohne daß eine wesentliche Verschiedenheit des Knospungsprozesses selbst vorliegt. Im Interesse der Übersichtlichkeit aber darf man die hier gewählte Unterscheidung wenigstens vorläufig beibehalten, bis eine weitergehende Durcharbeitung des Stoffes eine andre Einteilung fordert und an die Hand gibt.

Taenia echinococcus Sieb. zeigt mehrere verschiedene Formen der Knospung. Von einer diffusen exogenen homogenen vollständigen Gemmatio kann bei diesem Cestoden in demjenigen Falle die Rede sein, in welchem sich von der Mutterblase nach außen hin Tochterblasen ablösen, um zu Stammüttern neuer (vorübergehend bestehender)

Kolonien zu werden. Dieselbe Knospungsform liegt bei *Cysticercus longicollis* von *Taenia crassiceps* Rud. vor (K. u. H., S. 598), indem die exogenen Knospen diffus entstehen, der Mutterblase gleichen und sich von dieser vollständig sondern.

Endogen ist die vollständige homogene Knospung bei *Taenia coenurus* v. Sieb. und zum Teil bei *Taenia echinococcus* Sieb. — Die endogene Gemmatio von *Taenia coenurus* v. Sieb., einem Bandwurm, der als Erreger der Drehkrankheit sein Finnenstadium im Gehirn oder Rückenmarke des Schafes (und andrer Wiederkäuer) durchmacht, besteht darin, daß an der Wand der bis hühnereigroßen Finnenblase zahlreiche, oft mehrere Hundert Scolices entstehen, die sich untereinander gleich verhalten und sämtlich als Töchter derselben Mutter einer Generation angehören. Fassen wir als ihre Mutter die Blase auf, so sind sie von dieser augenfällig verschieden (heteromorph). Es erscheint nun aber keineswegs berechtigt, hier die Blase allein als Mutter anzusehen und von einer heterogenen Knospung zu sprechen. Man muß vielmehr, von der einfachen (nur einen Scolex enthaltenden) Finne ausgehend, diese Finne als die Mutter aller übrigen Scolices ansehen; dann wäre die Knospung nicht als heterogene, sondern als homogene aufzufassen. Phylogenetisch gedacht, erscheint diese Auffassung wohl allein möglich und berechtigt: an der einfachen Finne, der Mutter, entstehen, auf deren Blase lokalisiert, neue Scolices, die der Mutter gleichen und die Blase mit ihr gemeinsam haben. Aber auch die Blasen können als Tochter- und Enkelblasen an der Blase der ursprünglichen Mutter (Finne) entstehen: dann erstreckt sich die Knospung auf mehrere Generationen und die vorübergehend bestehende Kolonie enthält nicht nur Töchter, sondern auch Enkel der aus dem Ei hervorgegangenen Finne. So stellt sich die Knospung bei *Taenia echinococcus* Sieb. dar, dessen kuglige, ellipsoide, höckerige oder traubige Finne in verschiedenen Organen, vorzugsweise der Leber bei dem Menschen, Schwein, Pferd u. a. Säugern, ja bei Vögeln (Pfau) lebt, hirsekorn- bis menschenkopfgroß wird und 15 kg Gewicht erreichen kann. Auch dieser Knospungsvorgang wird ursprünglich eine homogene Knospung gewesen sein, ist es jedoch nicht geblieben, weshalb er uns bei der heterogenen Knospung noch beschäftigen soll. Aber auch eine homogene Knospung ist als endogene bei *T. echinococcus* Sieb. festzustellen. Sie tritt uns da entgegen, wo sich von der Mutterblase nach innen Tochterblasen völlig abschnüren, die sich wie die Mutterblase verhalten, indem sie ihrerseits endogene Blasen (Enkelblasen) entstehen lassen.

Gegenüber der homogenen soll von einer heterogenen Knospung hier in allen denjenigen Fällen die Rede sein, in welchen sich die Töchter durch negative oder positive Merkmale von ihrer Mutter unterscheiden, also weniger hoch oder anders organisiert sind als diese.

Die heterogene vollständige Knospung kann metabologen und ametabologen sein. Trifft ersteres zu, so wird die Tochter infolge einer nach ihrer Ablösung stattfindenden Verwandlung ihrer Mutter schließlich gleich; die Verschiedenheit besteht jedoch noch zu der Zeit, in welcher die Sonderung von Mutter und Knospe durchgeführt wird. Innerhalb der metabologenen Knospung können wir je nach der positiven oder negativen Verschiedenheit zwischen Mutter und Tochter eine epigene und eine metagene Knospung unterscheiden. Bei der epigenen begegnen uns auf seiten der Tochter nur negative Merkmale. Unter Ausbildung dieser anfangs fehlenden Bestandteile des Körpers wird die Tochter ihrer Mutter gleich. Bei der metagenen Knospung besitzt dagegen die Tochter positive Merkmale, d. h. Organe (oder Organelle), welche ihrer Mutter fehlen und welche die Tochter nachträglich verlieren muß, um ihrer Mutter gleich zu werden.

Als Beispiele für die epigene Knospung wähle ich *Spirochona*, *Haleremita*, die Actinien-»Fragmentation« und Hydrozoen-»Frustulation«.

Betrachten wir zunächst *Spirochona gemmipara* Stein (L., Fig. 196, S. 187), ein peritriches Ciliat, das man an den Kiemen von *Gammarus* findet. Neben dem eigenartigen spiraltrichterförmigen Peristom der Mutter tritt zunächst die Anlage eines neuen Peristoms auf. Stets streng lokalisiert an derselben Stelle (links ventral) bildet die Mutter eine Vorwölbung ihres Cytoplasmakörpers, die apicalwärts emporwächst und sich immer deutlicher abhebt, um schließlich nur noch durch einen Stiel mit der Mutter in Zusammenhang zu bleiben. Die sackförmig gewordene Anlage des Peristoms wächst in den apicalen (freien) Pol der Knospe hinein, wobei ihre anfänglich bestehende Verbindung mit dem mütterlichen Peristom allmählich verschwindet. Diesen Vorgängen am Cytoplasma gehen Veränderungen des Kernapparates parallel: zuerst teilen sich die Micronuclei, dann der Macronucleus. Die Hälfte der Kerne wandert in die Knospe über, deren Peristomanlage sich nach außen öffnet, ohne jedoch schon die Form des mütterlichen Peristoms anzunehmen. In diesem Zustande löst sich die Knospe ab und hat zunächst keine Ähnlichkeit mit ihrer Mutter. Nachdem sie unter Benutzung der vorläufig zur Locomotion dienenden Peristomwimpern einige Zeit ein freies Leben geführt hat,

setzt sie sich am Rande einer *Gammarus*-Kieme fest, um heranzuwachsen und die Gestalt ihrer Mutter anzunehmen. — Wenn auch in der Regel nur eine Knospe gebildet wird und erst nach deren Ablösung eine zweite, dann eine dritte usw., so kann doch bei lebhafter Proliferation die zweite Tochter schon angelegt werden, bevor sich die erste abgelöst hat. Dann haben wir eine multiple laterale Knospung vor uns, wie sie besser ausgebildet bei *Kentrochonopsis multipara* Dofl. (L., Fig. 198, S. 188) vorzuliegen scheint (vgl. Zool. Jahrb. Anat. X. Bd. 1897. S. 642 u. Taf. XLVII).

Die epigene Knospung kommt auch bei den Metazoen vor. Ein Beispiel hierfür liefert der Hydroidpolyp *Haleremita cumulans* Schaudinn, dessen ungeschlechtliche Fortpflanzung Schaudinn (Sitzungsber. Ges. Nat.-Frde. Berlin 1894. S. 230) beobachtet und beschrieben hat. Die an der Seitenwand des Polypen entstandenen mund- und tentakellosen Knospen, die Schaudinn als Frusteln auffaßt, lösen sich in diesem von dem ihrer Mutter sehr verschiedenen Zustande ab. Erst während ihres selbständigen Lebens erhalten sie an ihrem sich rüsselartig streckenden Vorderende (Oralende) eine Mundöffnung und ernähren sich selbständig, ohne jedoch schon die Gestalt ihrer Mutter gewonnen zu haben. Diese heteromorphen Knospen pflanzen sich nun ihrerseits wieder, bevor sie ihre definitive Gestalt erhalten haben, durch Knospen fort. Dann erst geben sie ihre lange währende Verschiedenheit von ihrer Mutter auf, indem sie Tentakeln ausbilden und sich festsetzen.

Die sogenannte Laceration oder Fragmentation der Actinien werden wir dieser Knospungsart ebenfalls zurechnen müssen. Sie äußert sich darin, daß am basalen Körperrande der Mutter eine Verbreiterung entsteht, die, den Kontakt mit der Unterlage wahrend, mehr und mehr vom Fuße der Mutter abrückt und sich schließlich ganz von diesem ablöst. Die so entstandene Knospe gleicht ihrer Mutter so wenig, daß man in ihr kaum eine Actinie zu erkennen vermag, wächst aber schließlich zu einem der Mutter in allen Stücken gleichenden Individuum heran.

Bei der Beurteilung dieser Knospungsprozesse kann man in Zweifel sein, ob man sie überhaupt als heterogen bezeichnen könne. Wenn wir von einer Verschiedenheit zwischen Mutter und Tochter schlechthin sprechen, so liegt eine solche hier unzweifelhaft vorübergehend vor; aber vorübergehend von ihrer Mutter verschieden sind ja die Knospen streng genommen immer, und wäre es nur durch ihre Größe, weshalb auch der Ausdruck homogene Knospung zu viel zu sagen

scheint. Ist nur eine negative, später zum Ausgleich kommende Verschiedenheit bei der Tochter vorhanden, so könnte man, wie in den vorliegenden Fällen, auch von einer homogenen Knospung sprechen, indem man Mütter und Töchter im erwachsenen Zustande vergleicht. Besitzt dagegen die Tochter positive Merkmale der Mutter gegenüber, so kann an der Heterogeneität der Knospung kein Zweifel sein. Man würde also, je nachdem, in welchem Sinne man die Verschiedenheit faßt, die Fragmentation der Actinien als homogene oder vorübergehend heterogene Knospung ansehen können. Für den Vergleich zwischen Mutter und Tochter sehe ich nun aber den Zeitpunkt als maßgebend an, in welchem die Tochter frei wird. Ist dann die Tochter nur durch negative Merkmale von der Mutter verschieden, so kann man von einer epigenen Knospung sprechen (*Haleremita* usw.), besitzt die Tochter jedoch (wie bei *Ephelota*) der Mutter gegenüber positive Merkmale (Cilien), so kann diese Form vorübergehend heterogener (metabologener) Knospung als metagene von der epigenen unterschieden werden. Als provisorisch organisiert möchte ich diese metagenen Knospen nicht bezeichnen; denn provisorische Organe sind solche, welche die Jugendform secundär umgestaltet oder neu erworben hat. Die Cilien der Suctorienknospen werden aber wohl mit Recht als von ciliaten Vorfahren ererbte Organelle angesehen und sind eben deshalb nicht provisorisch im Sinne der provisorischen Organe andrer secundär veränderter Jugendformen, z. B. der Insektenlarven (vgl. meine Abhandlg. üb. die Metamorphose der Insekten. Leipzig und Berlin, B. G. Teubner. 1909). — Bei *Haleremita* könnte man die Knospung architomisch nennen; zu der Architomie steht aber die Paratomie im Gegensatze und nicht die metagene Knospung, die der paratomischen nicht gleichgesetzt werden kann. Deshalb gebe ich den Bezeichnungen epigen und metagen und der durch sie ausgedrückten Unterscheidung der Knospungsformen den Vorzug.

Das vorstehend Gesagte findet auch auf die sogenannte Frustulation oder Scissiparation seine Anwendung, die bei Obelien, Plumularien, Campanularien, Corymorphen u. a. beobachtet wurde. Die Knospe entsteht hier als ein Seitenzweig, der sich von dem Polypenstöckchen als der Mutter unähnliche Tochter ablöst, aber nach seiner Festheftung auf einer Unterlage unter Bildung von Polypenknospen zu einer neuen, der Mutter gleichenden Kolonie auswächst. Auch hier unterscheidet sich die Knospe anfangs nur durch negative Merkmale von ihrer Mutter. Diese »Frustulation« ist jedenfalls nur eine Modifikation der rhizalen Knospung, indem der »Stolo« sich früh-

zeitig von der Mutterkolonie trennt. Aber sie kann auch als Modifikation der gewöhnlichen unvollständigen Knospung angesehen werden, indem an Stelle der normalen Individuen (Polypen) oder der Zweigsprosse indifferente »Stolonen« entstehen, die als Anlagen einer neuen Hydrorhiza durch Knospung eine Tochterkolonie entstehen lassen.

Die metagene Knospung, deren Eigenart oben festgestellt worden ist, findet sich bei *Ephelota gemmipara* Hertw. Nach HERTWIG (Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876) werden gleichzeitig vier bis zwölf Knospen am freien Pol des mütterlichen Körpers gebildet. »Der hufeisenförmige Kern (Macronucleus) treibt zahlreiche sich verästelnde Knospen. Über den Enden der Kernknospen bilden sich auf der Körperoberfläche kleine Höcker, in welche die sich verlängernden Endäste des Kerns hineinwachsen. Hier biegen sich letztere hufeisenförmig um; die an Größe zunehmenden Höcker höhlen sich auf einer Seite muldenförmig aus und bedecken sich auf derselben mit Flimmern. Dann schnürt sich zuerst der neu gebildete Kern, demnächst der ganze Schwärmer ab, worauf letzterer nach längerem Umherschwimmen sich fixiert, einen Stiel ausscheidet und eine neue *Ephelota* bildet.« — Die Knospen erinnern an hypotriche Ciliaten, indem nur die eine Fläche ihres Körpers Cilien trägt.

Der metabologenen Astologonie steht die ametabologene gegenüber als eine Form der vollständigen Knospung, bei welcher Töchter gebildet werden, die von der Mutter zeitlebens verschieden bleiben. Dabei kann die Knospung exogen oder endogen erfolgen. Die exogenen Knospen können ihrerseits wieder an verschiedenen Stellen des Mutterkörpers hervorsprossen, weshalb wir hier eine subterminale und eine laterale Knospung unterscheiden wollen.

Für die subterminale (»collaterale«) Knospung ist *Trypanosyllis* ein Beispiel, weil bei diesem Wurm die Töchter ventral etwas vor dem Analende der Mutter entstehen. Daß hier übrigens nur eine Modifikation der lateralen Knospung vorliegt, deutet nicht allein die Lage der Knospen am Mutterkörper an, sondern es wird auch dadurch wahrscheinlich, daß bei verwandten Syllideen laterale Knospung vorkommt. Jedenfalls handelt es sich aber bei *Trypanosyllis ingens* Johnson, *gemmipara*[1] und *misakiensis*[2] um eine eigenartige Knospungsform, welche einer terminalen analen sehr nahe kommt und deshalb hier als subterminale unterschieden werden mag. — Die

[1] Vgl. JOHNSEN, Amer. Natural. Vol. 36. 1902. S. 302.

[2] IZUKA, Annot. zool. Japon. Tokyo Vol. 5. S. 258.

ventroterminalen Knospen bilden schließlich ein ganzes Bündel ungleichaltriger divergierender Töchter (bis 50 Individuen) am Hinterende der Mutter. Als heterogen erweist sich diese Knospung dadurch, daß die Töchter (»Zoide«) im Gegensatze zu ihrer Mutter Geschlechtstiere sind und in ihrem Bau (Kopfform, Fehlen des Darms usw.) erheblich von dem Stammtiere abweichen; als ametabologen dadurch, daß die Töchter zeitlebens von der Mutter verschieden bleiben.

Die Natur der lateralen exogen-ametabologenen Knospung lassen die Hydrozoen erkennen, deren heteromorphe Medusen frei werden. Sie lehren, daß auf dem Wege der Knospung dasselbe erzielt werden kann, wie bei der oralen Strobilation der Scyphozoen, nämlich die Ausbildung von Medusen als schwimmenden geschlechtlichen Polypenformen, die sich von dem sessilen Polypen zwar genetisch ableiten lassen, in ihrem gesamten Körperbau jedoch erheblich von ihm abweichen. Dementsprechend handelt es sich in den Knospen nicht um einfache Ausstülpungen der mütterlichen Körperwand, sondern zugleich um Entwicklungsprozesse komplizierterer Art, deren Resultat die Meduse ist. Welchen Verlauf diese Entwicklung nimmt, braucht hier nicht erörtert zu werden. Wie bei der homogenen Knospung der Hydrozoen, bei welcher Polypen aus Polypen hervorgehen, ist die Anlage der Medusenknospe eine einfache Ausstülpung von Ento- und Ectoderm. Daß aus dieser die Meduse nicht auf demselben Wege hervorgehen kann wie der Polyp, ist im Hinblick auf die weitgehende Verschiedenheit beider Tiere selbstverständlich. Die Meduse unterscheidet sich durch die Art ihrer Fortpflanzung sowie durch ihre ganze Lebensführung vom Polypen und besitzt demgemäß zeitlebens eine ganz andre Organisation.

Um eine endogen-ametabologene Knospung handelt es sich bei *Taenia echinococcus* Sieb., wenn an den selbst keine Scolices produzierenden Blasen Knospen in Form von scolicigenen Blasen auftreten. Letztere sind ihrer Mutter gegenüber heteromorph und bleiben es. Als vollständig ist diese Knospung deshalb aufzufassen, weil sich die hier gemeinten endogenen Knospen von ihrem Mutterboden spontan lostrennen. Erfolgt diese spontane Abtrennung nicht, werden vielmehr die Töchter erst frei, wenn alle Blasen im Darm des definitiven Wirtes zugrunde gehen, so wird die Knospung dem Anscheine nach zu einer unvollständigen (imperfekten). In der Tat wird man, da ja die Mutterblase mit den hier gemeinten Tochterblasen zeitlebens verbunden bleibt und keine der Blasen die Sonderung überlebt, die Knospung unvollständig nennen müssen. Wo, wie bei *T. coenurus* v. Sieb.

die Scolices die Lösung ihres Verbandes überleben, ist dagegen die Knospung vollständig.

2. Imperfekte Astologonie: Der bisher behandelten perfekten Astologonie steht die imperfekte astologene Knospung gegenüber, welche zur Bildung homo- oder polymorpher Tierstöcke führt, je nachdem, ob die Knospung homogen (Kalkschwämme, Bryozoen pr. p., Hydrozoen pr. p., Anthozoen pr. p.) oder heterogen ist (Hydrozoa pr. p., Siphonophora, Bryozoa pr. p., Botrylliden). Die heterogene ist oft mit einer homogenen unvollständigen Knospung kombiniert. Die homogene imperfekte Astologonie kann wieder exogen oder endogen sein. Im ersteren Falle ragen die Knospen über den Mutterkörper nach außen vor, wie z. B. bei manchen Kalkschwämmen, bei welchen dann das Resultat dieser Knospung dadurch übersichtlich bleibt, daß Concrescenzen nicht zustande kommen (K. u. H., Fig. 322, S. 476). Die seitlichen Knospen bilden mit der Längsachse der Mutter spitze Winkel und gleichen, wenn sie erwachsen sind, dieser völlig. Jede Tochter besitzt ihr eigenes Osculum und ist vom Stocke in dem Maße unabhängig, daß sie ein eigenes selbständiges Leben zu führen vermag. Der Zusammenhang zwischen den Einzeltieren dieser Kolonien ist also noch ein ziemlich lockerer, und der Vergleich des Einzeltiers mit einem Organ in Beziehung zum Gesamtverbande nicht zulässig.

Aus der verschiedenen Art ihrer Entstehung ergeben sich zwischen den Knospungs- und Teilungskolonien bemerkenswerte Unterschiede. In den Knospungskolonien können als Komponenten (Einzelpersonen) neben der sich erhaltenden Mutter die Töchter und Enkel fortbestehen, während im Gegensatze hierzu bei den infolge unvollständiger Teilung entstandenen Kolonien bei jeder Teilung die Mutter als solche notwendig verschwindet, also selbst nicht mehr ein Einzeltier des Stockes repräsentiert. Dieser Unterschied in der Zusammensetzung der Kolonien hängt natürlich notwendig mit der Verschiedenheit zwischen Teilungs- und Knospungsvorgang zusammen. Wenn durch Knospung entstandene Kolonien existieren, denen die Stammmutter als Komponent fehlt, so ist hier die Mutter gestorben, nicht infolge der Vermehrung als Mitglied des kolonialen Verbandes verschwunden (z. B. Tunicaten).

Die bekannten massigen Kolonien z. B. der Hornschwämme lassen eine Sonderung der Individuen nur noch unvollkommen oder gar nicht mehr erkennen, weil von vornherein oder erst infolge weitgehender Concrescenzen die Verbindung zwischen den Einzelpersonen

sehr innig ist. Die Anzahl der Oscula als maßgebend für die Anzahl der Individuen eines Stockes anzusehen, ist nicht unbedenklich und liefert ein unsicheres Kriterium. Ja, man kann zweifeln, ob es sich bei allen solchen kompakten Schwammkörpern überhaupt noch um eine Kolonie handle und nicht vielmehr um das Ergebnis eines normalen Wachstums und der Komplikation eines Individuums. Beruht die so zustande gekommene Form phylogenetisch auf ungeschlechtlicher Vermehrung, so ist deren charakteristisches Bild doch häufig in dem Grade verwischt, daß die Entstehung genügend gesonderter Einzeltiere nicht mehr zur Beobachtung kommt. Die Knospen würden dann von vornherein mit der Mutter in engster Verbindung bleiben und mit ihr mehr einen einheitlichen Organismus als eine Kolonie bilden. Die Knospung würde in diesem Falle als hochgradig unvollständig zu bezeichnen sein.

Ferner ist bei allen denjenigen Bryozoen der vorliegende Fall der Knospung gegeben, bei welchen untereinander gleiche Individuen den Stock zusammensetzen. Zwar könnte es bei einem Blick auf die Darstellung der Knospenentstehung, wie sie etwa BRAEM (Zoologica VI, 1890, Taf. VI) für *Cristatella* gibt, gerechtfertigt erscheinen, hier von einer endogenen Knospung zu sprechen, weil die Knospenanlage in die Leibeshöhle der Mutter hineinragt und sich zunächst nicht über die Peripherie des Mutterkörpers erhebt. Kolonien von der schließlichen Gestalt der Bryozoenstöcke können aber auf dem Wege rein endogener Knospung gar nicht entstanden sein, denn sonst müßten alle Individuen der Kolonie schließlich in dem Körper der gemeinsamen Stammutter liegen und ineinandergeschachtelt sein, was dem tatsächlichen Verhalten keineswegs entspricht (vgl. H. NITSCHE, Zeitschr. f. wiss. Zool. XXV. Bd. Suppl. 1875. S. 343).

Man könnte allerdings die verschiedenen Knospungstypen der Bryozoen, sofern sie überhaupt zu der in Rede stehenden Kategorie gehören, ihrerseits wieder unterscheiden und die Bryozoenknospung ihrem Charakter nach von der Schwamm- und Hydroidenknospung abtrennen, mit denen sie als schließlich exogene homogene unvollständige Astologonie gemeinsame Züge hat. Aber eine so weit gehende Spezification der monogonischen Prozesse liegt nicht im Plane des vorliegenden Versuches, der nur ein grundlegendes Gerüst zu konstruieren unternimmt.

Mit heterogener vollständiger oder unvollständiger Knospung kombiniert, begegnet uns diese exogene Astologonie bei den Hydrozoen. Natürlich ist es auch hier unter Berücksichtigung der speziellen

Formen, unter welchen sich diese Knospung vollziehen kann, möglich, eine weitere Einteilung vorzunehmen. So hat man je nach der Art des Wachstums bei den Hydroidstöckchen monopodiale, sympodiale und »stoloniale« Knospung unterschieden. An Stelle der nach meiner Auffassung irreführenden Bezeichnung »stolonial« habe ich aus den obengenannten Gründen vorgeschlagen, sich zur Benennung dieser Knospungsform des Ausdruckes rhizal zu bedienen. Monopodiale, sympodiale und rhizale Knospung sind ausgesprochen lateral; dennoch sind die durch sie bedingten Stockformen recht verschieden. Da neuerdings A. Kühn (Entwicklungsgesch. u. Verwandtschaftsbez. der Hydrozoen. 1. Die Hydroiden. Ergebnisse u. Fortschr. d. Zool. v. J. W. Spengel. IV. Bd. 1. H. 1913. S. 85 e. s.) diese verschiedenen Arten der Knospung zusammenfassend dargestellt hat, kann ich hier auf seine Arbeit verweisen.

Als endogene begegnet uns die homogene unvollständige Knospung bei Sphaerozoen (?) und Cestoden. Eine endogene Knospung dieser Art würde überall da vorliegen, wo der Mutter gleichende Töchter, ohne sich von ihrer Mutter zu trennen, im Inneren des mütterlichen Körpers erzeugt werden. Dies scheint unter den Protozoen den Angaben nach bei kolonialen Sphaerozoen zuzutreffen. In jugendlichen Kolonien, bei welchen eine Kapselmembran noch nicht entwickelt ist, knospen rundliche Lappen aus dem kernhaltigen, dem Intracapsulum entsprechenden Bestandteile des Körpers hervor, werden frei und vermehren, in dem gemeinsamen Extracapsulum der Kolonie verbleibend, deren Bestand an Einzeltieren. Da das Extracapsulum einem Teile des Radiolarienkörpers entspricht, der keineswegs nur als Hülle aufgefaßt werden kann, müßten wir diese Knospung, wenn die Beobachtung und Deutung richtig ist und nicht ein anders zu deutender Fortpflanzungsmodus vorliegt, als eine innere bezeichnen.

Es fragt sich nun, ob diese Knospungsform auch bei den Metazoen vorkommt. Als solche könnte höchstens die Entstehung von der Mutterblase gleichenden Tochterblasen im *Echinococcus* angesehen werden, sofern diese Blasen zum Teil mit der Mutterblase zeitlebens verbunden bleiben und als Blasen niemals eine selbständige Existenz führen. Danach würde diese Bandwurmblase allein nach den bisherigen Feststellungen folgende vier Formen ungeschlechtlicher Vermehrung zeigen: 1. diffuse exogene homogene perfekte — bei der Entstehung äußerer freiwerdender, der Mutterblase gleichender Blasen; 2. homogene innere perfekte — bei der Entstehung der

sich nach innen ablösenden Tochterblasen; 3. dauernd heterogene (ametabologene) innere perfekte — bei der Bildung von Scolices in den Blasen; 4. innere homogene imperfekte, von der soeben die Rede war. Eine fünfte Form wird uns noch beschäftigen.

Ist die unvollständige Knospung heterogen, so entstehen mindestens dimorphe, häufig polymorphe Tierstöcke (Hydrocorallina, Tubularina, Campanularina, Siphonophora, Bryozoa). Wenn beispielsweise die Medusenknospen der Hydroidstöckchen sich nicht mehr ablösen, sondern dauernd mit ihrer Mutter verbunden bleiben, so ist damit ein Dimorphismus der Kolonie auch dann erreicht, wenn die medusoide Knospe infolge ihrer Sessilität die typische Medusengestalt in dem Maße verliert, daß sie nicht mehr oder kaum noch als Meduse kenntlich bleibt; denn die medusoide Knospe nimmt nie die Gestalt des sessilen Schwester- oder Mutterpolypen an und repräsentiert daher stets eine von dieser verschiedene Individuenform, die regelmäßig Trägerin der Geschlechtsprodukte bleibt.

Zumeist ist die unvollständige heterogene Astologonie exogen, in seltenen Fällen aber auch endogen (*Flustra*, *Echinococcus*). Als exogene treffen wir sie bei den Hydrozoen, den polymorphen Siphonophoren, Bryozoen und den Botrylliden. Bei den Hydroiden produziert sie sessile Medusen, die sehr verschiedene Grade der Rückbildung gegenüber der freien Meduse zeigen und, wie wir schon sahen, den Stock stets dimorph werden lassen. Da die sessile Meduse von der Kolonie ernährt wird, kann sie alle Organe zum Nahrungserwerb ebenso rückbilden wie die Organe, welche im Dienste der Locomotion standen, also den Mund, die Tentakeln, das Velum, die Sinnesorgane. Spricht sich schon hierin ein dem Polypen gegenüber bemerkenswerter Unterschied in der Organisation aus, so bleibt auch die sessile Meduse stets Trägerin der Geschlechtszellen, also Geschlechtsperson oder Gonophore. Der geringste Grad der Rückbildung läßt noch eine Meduse erscheinen (Kühns »Eumedusoide«), die von der freien nur wenig verschieden ist. Von dieser aus gibt es alle Stufen der Rückbildung bis zur Entstehung einer Gonophorenknospe, welche weder Medusencharaktere noch auch die Gestalt des Polypen zeigt und mehr den Eindruck eines Genitalorgans als einer Person des Stockes macht. So wird eine Annäherung an den einfachen Organismus vom Werte einer Einzelperson angebahnt, die wir bei den Siphonophoren zu hohem Grade gesteigert sehen. Aber schon bei den Hydroidstöckchen kann durch heterogene laterale Knospung ein Polymorphismus dadurch entstehen, daß die Polypen nicht nur ihnen gleichende Tochterpolypen

hervorknospen lassen, sondern Polypenformen von ganz andrer Gestalt, sei es, daß die Träger der Gonophorenknospen die Form eines mund- und tentakellosen Polypen (des sogen. Blastostyls) annehmen, sei es, daß abweichend gestaltete Personen als Machopolypen (Wehrpolypen) besondere Funktionen (Schutz der Kolonie, Festhalten der Beute) übernehmen und dementsprechend ihnen eigentümliche Formen gewinnen (Dactylozoide, Spiralzoide von *Hydractinia*).

Bei den Siphonophoren führt die heterogene unvollständige Knospung zur Entstehung der bekannten polymorphen Kolonien, die weitgehende Ähnlichkeit mit einer reich organisierten Einzelperson haben, indem die wirklichen Einzelpersonen des Stockes unter Arbeitsteilung und in tiefgreifender Abhängigkeit von ihrer Verbindung mit der Kolonie den morphologischen und physiologischen Wert von Organen gewonnen haben. Daß die Knospung hier eine laterale ist, lehrt schon die »Larve« mit den seitlichen Anlagen künftiger Personen, wobei freilich der Pneumatophor als terminale Anlage und später terminale Person eine Ausnahme macht. Man kann an dem Siphonophorenstock eine größere Anzahl verschiedener Personen unterscheiden, welche wenigstens zum Teil wohl sicher aus Individuen hervorgegangen sind, die teils die Form des Polypen, teils die der Meduse besaßen[1]. Ob auch Teile der Kolonie existieren, welche nicht von einer dieser beiden Grundformen der Cnidaria abstammen, die also, phylogenetisch betrachtet, niemals Polyp oder Meduse gewesen sind, kann hier nicht erörtert werden; sie würden dann nicht als Knospen angesehen werden können. Für den hier vorzunehmenden Vergleich des polymorphen Stockes mit dem einfachen Organismus vom Werte einer Person genügt die Tatsache, daß medusoide (und polypoide?) Personen in der Tat vorhanden sind, welche sich von der ihnen ursprünglich eigenen Medusen- und Polypenform weit genug entfernt und sich derart spezialisiert haben, daß sie wie Organe des (als Person sich darstellenden) Gemeinwesens erscheinen. Indem wir den Vergleich durchführen, wird sich der Unterschied zwischen dem Tierstock mit seinen Personen und dem einfachen Organismus als Einzelperson mit seinen Organen trotz aller Übereinstimmungen herausfinden lassen; und dieser muß erwiesen werden, weil sonst der Siphonophorenstock seiner Entstehung nach gar nicht als Produkt ungeschlechtlicher Vermehrung, sondern als Ergebnis einer Entwicklung angesehen werden müßte und uns in diesem Falle an dieser Stelle gar nicht interessieren könnte.

[1] Oder (Medusen-Theorie) wahrscheinlicher genetisch auf Medusen zurückgehen, welche die Polypenform schon aufgegeben hatten.

Das Organ der Person fällt physiologisch und scheinbar auch morphologisch unter denselben Begriff wie die Person des Siphonophorenstockes: beide stehen in engster Relation zum Ganzen, dessen Werkzeuge sie in Ausübung spezieller Funktionen sind; beide sind diesen Funktionen entsprechend gestaltet und haben, um eine besondere Leistung übernehmen zu können, andre Leistungen andern Organen (oder Personen des Stockes) überlassen müssen, d. h. die Differenzierung und die Steigerung der Leistung beruht auf einer Arbeitsteilung, wobei jedes Organ (oder jede Person) auf das andre, also jedes Organ (jede Person) im allgemeinen auf das ganze Individuum (den ganzen Stock) angewiesen ist. Wie etwa ein Fisch besondere Locomotionsorgane, ein besonderes hydrostatisches Organ (Schwimmblase), besondere Organe im Dienste des Beuteerwerbs, Geschlechtsorgane und so weiter besitzt, so hat der Siphonophorenstock besondere Organe (Personen) zur Ortsbewegung in den Schwimmglocken, einen hydrostatischen Apparat in dem Pneumatophor, Personen zur Aufnahme der Nahrung (Freßpolypen), Gonophoren als Träger männlicher und weiblicher Geschlechtszellen usw. So betrachtet, würde sich also ein principieller Unterschied zwischen dem Tierstock und dem einfachen Tiere nicht ausfindig machen lassen. Der tatsächlich vorhandene Unterschied tritt allein in der genetischen Beurteilung deutlich zutage: beide sind auf verschiedenen Wegen entstanden. Berücksichtigt man indessen allein die Ontogenesis, so könnte man freilich den Arm, das Bein, das Ovar usw. eines Säugetiers etwa als heterogene Knospen ansehen und hier einen ähnlichen Bildungsprozeß annehmen wie bei der Entstehung der polymorphen Tierstöcke. Phylogenetisch betrachtet aber stellen sich die Entstehungsformen doch ganz anders dar. Primär waren die Individuen eines Stockes der Mutter und untereinander gleich; secundär wurden sie unter Arbeitsteilung voneinander verschieden: so war die Meduse, phylogenetisch beurteilt, einmal Polyp, die medusoiden Personen waren ursprünglich einmal Medusen. Im Gegensatze hierzu war der Flügel eines Vogels niemals, stammesgeschichtlich betrachtet, selbst ein Vogel, die Schwimmblase des Fisches nie ein Fisch, das Bein eines Menschen nie ein Mensch, der Stachel nie eine Biene usw., kurz das Organ war nie eine Person, wohl aber das Einzeltier des Stockes.

Zu diesem Urteil über die Personen des Stockes gelangen wir übrigens nur auf Grund der vergleichenden Morphologie, die uns die wesentlichen Daten zur Konstruktion der Phylogenesis erst liefert. In letzter Linie sind also gegen den Schein doch die morphologischen

Verhältnisse maßgebend, wenn wir in der Siphonophorenkolonie einen auf Grund heterogener unvollständiger Knospung entstandenen Personenverband erblicken.

Die polymorphen Kolonien der Bryozoen entstehen in ähnlicher Weise. Bei den Chilostomen treten als besondere umgebildete Individuen des Stockes die sogenannten Avicularien auf, die ihren Namen wegen ihrer Ähnlichkeit mit einem Vogelkopfe erhalten haben und heterogene laterale Knospen repräsentieren. Diese Individuen haben ihrer abweichenden Form entsprechend auch eine ganz andre Aufgabe für den Stock zu erfüllen als die den Primärindividuen gleichenden homomorphen Personen, indem sie als muskulöse Zangen durch ihre schnappenden Bewegungen wohl der Kolonie einen gewissen Schutz gewähren, dann aber auch kleine Beutetiere und Nahrungskörper festhalten, deren zerfallende Reste durch die Tentakeln der Polypidindividuen deren Mundöffnungen zugestrudelt werden. Daß es sich hier nicht nur um Organe, sondern um umgebildete Personen des Stockes handelt, geht daraus hervor, daß sie unter ganz ähnlichen Erscheinungen hervorknospen wie die Polypide, von denen sie phylogenetisch ableitbar sind, zumal noch Zwischenformen zwischen beiden Individuenarten existieren (*Flustra*). Wenn sich der sogenannte Unterkiefer der Avicularien stark verlängert und geißelartige Gestalt annimmt, entstehen die »Vibracularien«, die durch Vermittlung der Avicularien von den gewöhnlichen Personen abzuleiten und somit ebenfalls als Personen, nicht als bloße Organe des Stockes aufzufassen sind. Schließlich können noch als umgestaltete Individuen Personen entstehen, welche im Interesse der Arterhaltung spezialisiert sind: Gonoecien, Ooecien oder Ovicellen, in welchen die Eier entstehen oder nur eine Brutpflege genießen und welche recht verschiedene Formen annehmen können. Wie bei den Gonophoren der Hydroidstöckchen, ist auch hier bisweilen eine so weitgehende Rückbildung dieser Ooecien zu bemerken, daß man in Zweifel sein kann, ob sie wirklich als selbständige Personen anzusehen seien.

Bei den Botrylliden entstehen nur vorübergehend dimorphe Kolonien, die bald zu homomorphen werden. Die sogenannten »pallealen« sind äußere laterale Knospen. Sie entstehen an dem aus dem Ei hervorgegangenen, also geschlechtlich erzeugten Individuum (»Oozoid«) als Töchter, die sich von ihrer Mutter nicht nur durch die Fähigkeit geschlechtlicher Fortpflanzung, sondern auch in ihrer Organisation (wenn auch nur in geringem Maße) unterscheiden. Die Knospen sind heteromorph, die Knospung am Oozoid also heterogen. Ein

dimorpher individuenarmer Stock existiert aber nur kurze Zeit, da die Mutter unter Degeneration zugrunde geht und die Tochter (»Blastozoid«) nur wieder Blastozoide erzeugt. Diese Knospung ist dann homogen, die entstandene Kolonie homomorph.

Die »pylorische« Knospung der Didemniden und Diplosomiden darf als ein freilich recht merkwürdiger Fall heterogener lateraler Knospung angesehen werden, der von der pallealen Knospung ableitbar erscheint. Hinsichtlich der Einzelheiten dieses Vorganges verweise ich auf PIZON (L'évolution des Diplosomes. Arch. Zool. Exp. 4. sér. T. IV. 1905; mit Literaturverzeichnis und farbigen Tafeln).

Viel seltener als die exogene ist die endogen-heterogene unvollständige Astologonie. Als solche können wir die innere Knospung von scolicigenen Blasen an scolexfreien Blasen des *Echinococcus* ansehen. Heteromorph sind die scolicigenen Blasen, sofern sie im Gegensatze zu ihrer Mutterblase selbst Scolices entstehen lassen. Bleiben diese scolicigenen Blasen mit der Mutterblase verbunden, so ist die Knospung unvollständig; denn eine spontane Lostrennung erfolgt nicht; die Trennung ist eine gewaltsame, in deren Folge die Blasen, um die allein es sich hier handelt, zugrunde gehen und nur die Scolices erhalten bleiben.

Dieser endogenen Knospung begegnen wir ferner bei *Flustra*. Hier entsteht die Ovicelle durch Einstülpung der Cystidwand ins Innere gegen die Leibeshöhle hin (»endozooeciale Ooecien« Levinsens). Wenn in diesem Falle das Ooecium als umgewandelte Person des Stockes aufgefaßt werden darf, eine Frage, die zu entscheiden hier nicht der Ort ist, so läge eine heterogene innere Knospung vor.

B. Stologonie. Wir wenden unsre Aufmerksamkeit nunmehr der Stologonie zu. Daß es einstweilen ohne Anwendung von Willkür kaum möglich erscheint, festzulegen, in welchen Fällen ein echter Stolo prolifer als vorhanden anerkannt werden solle, ist oben erörtert worden.

Wenn man die Stolonenbildung, die Entstehung der Knospen am Stolo, Ort und Zeit der Ausbildung des proliferierenden Fortsatzes vergleichend betrachtet, gewinnt man eine Fülle von Gesichtspunkten zur Gruppierung, die noch vermehrt werden, sobald man auch phylogenetische Erwägungen mitsprechen läßt. Im Hinblick aber auf die beiden herrschenden Formen der Monogonie im Tierreiche drängt sich dem vergleichenden Beschauer sofort die Tatsache auf, daß die Stologonie diese beiden Formen wiederholt, indem sie entweder unter dem Bilde einer Teilung (des Stolo) oder einer Knospung (am Stolo)

verläuft. Daß der Stolo, z. B. bei den Pyrosomen und Salpen, durch einen typischen Teilungsprozeß in die Tochterindividuen zerfällt, hebt die Natur dieses Vorganges als Knospung nicht auf, weil der Stolo als Gesamtanlage der Nachkommen selbst den Charakter einer Knospe am Mutterkörper besitzt und an ihm durch ein lokales, vom normalen des Muttertieres abweichendes Wachstum entstanden ist. Hier läge möglicherweise der Fall vor, daß eine Knospung phylogenetisch im Anschlusse an eine Teilung entstanden sein könnte. Die Möglichkeit wenigstens wäre zuzugeben, daß sich die Vorfahren der genannten Tunicaten heterotomisch fortpflanzten, und man könnte sich wohl vorstellen, daß aus der Heterotomie dadurch eine Stologonie wurde, daß die noch ungesonderten Anlagen der Töchter die Gestalt des Stolo mit dem Charakter einer Knospe gewannen. Aber der phylogenetische Entwicklungsweg kann auch ein andrer gewesen sein.

Wir können die in Rede stehende Art der stolonialen Knospung als divisionale Stologonie bezeichnen und sie von der gemmationalen Stologonie unterscheiden, die, wie *Clavellina* und *Perophora* zeigen, unter dem typischen Bilde der Knospung verläuft, indem ein örtlich beschränkter, von dem normalen Stolowachstum abweichender Wachstumsprozeß zur Entstehung einer echten Knospe am Stolo prolifer führt. Es wird die Aufgabe der Spezialforscher bleiben müssen, Klarheit darüber zu schaffen, in welchem genetischen Verhältnisse beide Stologonien zueinander und zu andersartigen monogonischen Prozessen der Tunicaten stehen. Soweit ich den hier in Frage kommenden Stoff übersehe, läßt sich ein hinlänglich begründeter Standpunkt diesen Problemen gegenüber zur Zeit noch nicht gewinnen, um als sichere Grundlage für eine systematische Bearbeitung zu dienen.

Betrachten wir die divisionale Stologonie an der Hand einiger Beispiele, so sehen wir, daß sie bei den Pyrosomen schon zu einer Zeit beginnt, in welcher die aus dem Ei entstehende Mutter selbst noch weit entfernt ist, das Ziel ihrer Entwicklung erreicht zu haben. Wenn hier (vgl. K. u. H., S. 753) schon während der Embryonalentwicklung des Oozoids ein Stolo gebildet wird, der durch Querfurchen in vier Blastozoidanlagen zerlegt wird, so kann hier so wenig wie in andern Fällen monogonischer Fortpflanzung davon die Rede sein, daß die Knospung auf einem Wachstum über die Artgröße hinaus beruhe; denn die Mutter hat die Artgröße noch lange nicht erreicht, wenn sie zur Fortpflanzung schreitet. — Die Natur des Stolo als Knospe am Mutterkörper erscheint hier weniger deutlich, weil der Mutterkörper selbst noch auf embryonaler Entwicklungsstufe steht; aber die Ent-

stehung des Stolo, der alsbald unter dem Bilde der Teilung Blastozoide liefert, darf dennoch als ein Wachstumsprozeß beurteilt werden, der mit einem normalen allgemeinen Körperwachstum, welches das Mutterindividuum seine definitive Größe erreichen läßt, nichts zu tun hat. Deutlich als Stolo gekennzeichnet erscheint der proliferierende Fortsatz der Blastozoide, der sich als solider Auswuchs zapfenförmig über den Mutterkörper erhebt und mit diesem verglichen als Knospe erscheint. Auch der Stolo der Blastozoide proliferiert nach dem divisionalen Typus.

Die monogonische Fortpflanzung der Polycliniden wird von KORSCHELT und HEIDER (S. 732) als pseudostoloniale Knospung bezeichnet, »weil das stark veränderte Hinterende mit einem Stolo vergleichbar ist und auch die Neubildung der Individuen ähnlich wie an einem solchen vor sich geht.« — Entweder ist nun der Pseudostolo ein Stolo und die Knospung stolonial, oder er ist kein Stolo, täuscht einen solchen nur vor, und die Fortpflanzung ist eine Heterotomie. Es fragt sich also, ob das sogenannte Postabdomen als solches aufgefaßt und bezeichnet werden könne oder nicht. Maßgebend für dessen Beurteilung scheint mir zu sein, ob man glauben dürfe, daß dieser Fortsatz des Hinterendes in dieser seiner Form dem Tiere jemals andre Dienste geleistet habe und ein integrierender Teil des Körpers der Mutter gewesen sei, noch bevor er die Aufgabe monogonischer Proliferation übernommen hatte. Mir scheint zu aller sonstigen Ähnlichkeit mit der Stologonie dieses Auswachsen des Hinterendes recht deutlich aus dem Rahmen der normalen Wachstumsvorgänge herauszufallen, wenn man in dem »Postabdomen« nicht einen primären Wurzelausläufer nicht proliferierender Natur erblicken will. Immerhin ist die Entscheidung recht schwierig, wie auch aus der zu keinem definitiven Urteil gelangenden Erörterung bei KORSCHELT und HEIDER (Lehrb. d. Entwicklungsgesch. 1. u. 2. Aufl. Allg. T., S. 736) hervorgeht. Diese Stelle lautet: Das Postabdomen »stellt eine schlauchförmige Verlängerung des Körpers dar, bestehend aus Ectoderm, Mesoderm und Entoderm, den Fortsetzungen der entsprechenden Körperschichten und letzteres besonders des Kiemendarms (als Epicardialrohr). Das sind ungefähr die gleichen Bauverhältnisse, wie sie die Stolonen andrer Tunicaten erkennen lassen . . . Auch bei ihnen verläuft in der Mitte des Stolo ein Entodermfortsatz, durch welchen die Leibeshöhle in einen dorsalen und ventralen Abschnitt getrennt wird, die sich dadurch voneinander auszeichnen, daß der Blutstrom in beiden ein entgegengesetzter ist . . . Allerdings ist ein Unterschied

darin gegeben, daß im Postabdomen der Polycliniden das Herz am freien Ende dieses Körperfortsatzes gelegen ist, während es bei echten Stolonen, wie bei denen von *Clavellina* und andrer sozialer Ascidien an der Basis des Stolo liegt. Ferner gelangen im Postabdomen noch Geschlechtsorgane zur Ausbildung, während die Stolonen andrer Tunicaten keine wichtigeren Organe des mütterlichen Körpers mehr enthalten, sondern zu Fortsätzen geworden sind, die ausschließlich der ungeschlechtlichen Fortpflanzung dienen. Das Postabdomen der Polycliniden gehört also noch mehr der ganzen Organisation des mütterlichen Körpers an, als es bei jenen eigentlichen Stolonen der Fall ist. Man hat daran gedacht, daß die Stolonen durch ein solches Auswachsen des Körpers, wie man es im Postabdomen der Polycliniden vor sich hat, entstanden sein könnten. Dann hätten sich Herz und Genitalorgane allmählich aus diesem verlängerten hinteren Körperteil zurückgezogen und an seine Basis verlagert; dabei ist übrigens zu bemerken, daß diese Verlagerung nicht immer in gleicher Weise erfolgt wäre, denn bei den Clavellinen liegt das Herz an der Ventralseite des Epicardialrohrs, bei den Pyrosomen hingegen dorsal von dem, letzteren zu vergleichenden Endostylfortsatz . . .«

»Die genannten Unterschiede in den einzelnen Abteilungen würden für die Beurteilung des Vorganges kaum in Betracht kommen, nur fragt es sich, ob der Stolo wirklich durch ein derartiges Auswachsen des ganzen Hinterendes oder nicht vielmehr knospenartig an einem beschränkteren Teil des Kiemendarmes und der Körperoberfläche entstanden ist, worauf die früher besprochenen Knospungserscheinungen hindeuten könnten. . . . Denkbar ist es jedenfalls, daß in einem auf diesem Wege entstandenen Fortsatz des Körpers jene Organe (Herz und Geschlechtsorgane) erst nachträglich verlagert würden. Dann wäre der Weg für die Deutung des Postabdomens der Polycliniden ein umgekehrter und es würde sich von den Stolonen andrer Tunicaten und Ascidien herleiten. Daß an ihm die Neubildung der Individuen nach Art einer Querteilung stattfindet, würde sich auch mit dieser Auffassung vereinigen lassen, denn an den echten Stolonen können die Blastozoide auf ganz ähnliche Weise entstehen. Ebenso würde das Verhalten derjenigen Polycliniden damit zu vereinigen sein, bei welchen das Postabdomen ganz besonders lang wird, sich verzweigt und wie ein Stolo an der Unterlage hinkriecht, wie es bei *Circinalium* der Fall sein kann. Mit Recht ist dieses letztere Verhalten andrerseits auch so gedeutet worden, daß es sich hierbei um eine

besonders weitgehende, direkte Verlängerung des Körpers zur Stolonenbildung handele.«

Ich glaube dem »Postabdomen« den Wert einer lokalen Ecrescenz zuschreiben zu dürfen, die durch divisionalen Zerfall den Charakter eines Stolo prolifer erhält.

Auch SEELIGER (Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1896, S. 46) glaubt das »Postabdomen« von einem Stolo ableiten zu müssen, der durch Verlagerung des Herzens und zum Teil auch der Geschlechtsorgane nach hinten »als ein wesentlicher Teil des Ascidienkörpers und nicht mehr wie ein eigens zu Fortpflanzungszwecken entstandenes Gebilde erscheint«. Wenn dementsprechend SEELIGER »die Segmentierung des Stolos« zu »einer Querteilung des Muttertieres« werden läßt, so stelle ich mich demgegenüber auf den Standpunkt, daß hier eine divisionale Stologonie in modifizierter Form vorliege.

Daß diese vorläufige Auffassung, die sich mit dem vorliegenden schwierigen Falle ad hoc im Interesse seiner Einordnung in das System auseinanderzusetzen hat, einer begründeten Korrektur nicht unzugänglich sein wird, die vonseiten der Spezialforschung erwartet werden kann, mag ausdrücklich betont werden.

Bei den Salpen und Dolioliden ist an der Natur des Stolo ebensowenig zu zweifeln wie an der divisionalen Entstehung ihrer Blastozoide.

Der Salpenstolo entsteht ventral am hinteren Körperende. An seinem Aufbau beteiligen sich Ento-, Ecto- und Mesoderm, und seine Bildung beginnt mit einem Divertikel der Pharynxwand hinten am Endostyl schon bei dem Embryo. Von einer inneren Knospung kann hier deswegen nicht die Rede sein, weil der Stolo schließlich frei über den Körper der Mutter hinausragt und von einem besonderen Teile des Mantels umschlossen wird (K. u. H., Fig. 574, S. 777). Man kann den Stolo in der Jugend als die Anlage der Gesamtheit aller später sich ausbildenden Knospen ansehen oder selbst als Knospe, die sich dann durch Teilung ihrerseits vermehrt. Dabei bleibt der Zusammenhang mit der Mutter anfangs ein inniger, und deren Gewebe liefern alle Organe der Töchter: aus dem Ectoderm geht das Hautepithel und der Cellulosemantel hervor; das im Stolo enthaltene Nervenrohr liefert das Ganglion und die Flimmergrube; vom Entodermrohre des Stolo aus entstehen Pharynx, Oesophagus, Magen und Darm usw., kurz die Anlagen, das Material für alle Organe der Töchter ist im Stolo, der es von der Mutter erhalten hat, enthalten. Die Proliferation ist sehr reich. Es entstehen zunächst unter ringförmigen Einschnü-

rungen des Stolo 50—100 hintereinander gelegene Individuen, die sämtlich ungefähr auf der gleichen Entwicklungsstufe stehen und dem distalen Ende des Stolo angehören; darauf folgt die Ausbildung einer zweiten jüngeren proximalen Knospengruppe usw. (K. u. H., Fig. 581, S. 783). Die spätere Umgruppierung der Knospen oder Blastozoide ist für den Charakter des Knospungsvorganges ohne Bedeutung und interessiert uns deshalb an dieser Stelle nicht; natürlich ist sie für die definitive Form der entstehenden Salpenkette von bestimmendem Einfluß. Die Einzeltiere der Kette bleiben vorläufig durch Verbindungsstränge miteinander in Zusammenhang und diese repräsentieren jetzt den Stolo im Gegensatze zu den Personen der Kolonie, während in dem jungen Stolo die Knospenanlagen noch mitenthalten waren und in keinem morphologischen Gegensatze zu ihm standen. Bei den Salpen würde man also einen typischen, nur der Proliferation dienenden Stolo vor sich haben. Solange sich dieser Stolo erhält, liegt noch eine unvollständige Knospung vor, die sogar dem äußeren Anscheine nach unvollständig bleibt, da die Salpenkette sich als solche erhält. In Wirklichkeit ist jedoch die stoloniale Knospung hier eine vollständige, denn die Verbindungsstränge zwischen den Personen verschwinden, und diese werden daher insofern frei, als sich ihr primärer Zusammenhang miteinander und mit der Mutter löst. Die Verbindung zwischen den Blastozoiden wird aber secundär wiederhergestellt durch Ausstülpungen (Haftpapillen) der Körperwand jedes Individuums, die sich mit denen benachbarter Individuen vereinigen. So entsteht die definitive Kolonie durch Concrescenz und nicht durch unvollständige Knospung (K. u. H., Fig. 598 *B*, S. 891). Übrigens ist der Zusammenhalt in der Salpenkette nicht so fest, daß sich nicht einzelne Individuen abtrennen und solitär leben könnten. — Als dauernd heterogen (ametabologen) erweist sich hier die Stologonie dadurch, daß die Mutter (Oozoid) von den Kettensalpen in ihrer Organisation und in der Art ihrer Fortpflanzung verschieden bleibt (Generationswechsel).

Unter den Begriff der vollständigen divisionalen Stologonie fällt auch die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Dolioliden. Die Knospen lösen sich vom ventralen Stolo ab, und wenn sie auch zu dem sogenannten Dorsalstolo wandern und zum Teil mit diesem dauernd verbunden bleiben, so ist doch diese Verbindung erst eine nachträgliche, nicht durch vollständige Knospung bedingte. Die Knospen sind nicht nur von der Mutter, sondern auch untereinander verschieden, und wenn die Knospung unvollständig wäre, würde eine poly-

morphe Kolonie entstehen. Wir haben es demnach hier mit einer heterogenen Knospung zu tun, welche unter sich verschiedene Individuen entstehen läßt, die jedoch frei werden. Man könnte diese Art der divisionalen Stologonie als polyheterogene bezeichnen im Gegensatze zu der monoheterogenen, die nur von der Mutter verschiedene, aber untereinander gleiche Töchter hervorbringt. Bleibt die monoheterogene Knospung unvollständig, so entstehen dimorphe Tierstöcke, bleibt die polyheterogene unvollständig, so treten als ihre Folge polymorphe Tierstöcke auf. — Die polyheterogene vollständige Knospung der Dolioliden zeigt, kurz zusammengefaßt, folgende merkwürdigen Erscheinungen:

Schon bei der geschwänzten Larve von *Doliolum* (dem Oozoid) entsteht der eigentliche echte Stolo an der Ventralseite des Körpers, während der »Dorsalstolo«, dem dieser Name als nicht proliferierendem Körperfortsatze nicht zukommt, am Rücken der Larve auftritt. An dem aus acht zelligen Strängen (dem unpaaren dorsalen Mesodermstrang, dem unpaaren ventralen Herzstrang, den paarigen Pharyngealsträngen, den vorderen und hinteren Cloakensträngen) bestehenden außen vom Ectoderm überzogenen Ventralstolo, dessen Stränge die Anlagen für die Knospen liefern, entstehen diese, indem sich durch Ringfurchen vier bis fünf und später mehr Töchter voneinander sondern, welche in ihrem Bau mit dem Stolo, als dessen Teile sie erscheinen, übereinstimmen. Diese Knospen lösen sich am distalen Stoloende ab, und basal entstehen am Stolo immer neue Teilstücke. Die Knospung erweist sich somit als vollständige. Die abgelösten Knospen verlassen aber den Mutterkörper nicht, sondern schicken sich zu einer sehr eigenartigen Wanderung an, deren Ziel der »Dorsalstolo« ist. Die Wanderung kommt durch Vermittelung amöboider Zellen (Korotneffs Phorocyten) zustande, welche von der Ectodermscheide des Stolo prolifer (Ventralstolo) herstammen und von denen gewöhnlich jeder Knospe drei bis vier zugeteilt werden. Am Dorsalstolo angelangt, setzen sich die Knospen, die inzwischen noch während ihrer Wanderung eine Vermehrung durch vollständige Hemitomie erfahren haben, an diesem fest und teilen sich auch noch in seinem Bereiche weiter; aber es entstehen keine Knospen am Dorsalstolo selbst und aus dessen Geweben. Dieser ist somit kein proliferierender Körperteil und besteht auch im Gegensatze zu dem echten Stolo als hohle langgestreckte hintere Ausstülpung der Körperwand nur aus der Epithelschicht mit Mantelcuticula und Bindegewebe; ihn durchziehen ein rechter und linker mit der Leibeshöhle der Mutter

kommunizierender Hohlraum (Blutgefäße). Seine Bestimmung ist, die Knospen, die er nicht produziert hat, zu ernähren. Diese entwikkeln sich verschieden. Es entstehen 1. die Lateralblastozoide als löffelförmige, kurzstielige, mit wohl entwickeltem Darmkanal ausgestattete Individuen, welche die andern Blastozoide und die Mutter (deren Darm und Pharyngealapparat schwinden) ernähren und für sie atmen (»Gastrozoide«). Sie pflanzen sich nicht fort und bleiben dauernd mit dem Dorsalstolo verbunden. 2. Die Medianblastozoide mit der Organisation der Geschlechtstiere und der jungen Stammmutter (Oozoid) und von tonnenförmiger Körpergestalt, jedoch ohne Genitalorgane. Mit einem ventralen hinteren Stiele sitzen sie zunächst am Dorsalstolo fest und behalten den Stiel, nachdem sie frei geworden sind. — Als dritte Form treten an dem Stiele der letztgenannten Individuen (»Pflegetiere«, »Phorozoide«) Knospen auf, welche die Geschlechtstiere liefern. 4. Die »Protogonozoide«, aus Wanderknospen entstandene Individuen, die im embryonalen oder larvalen Zustande verharren und, dem Dorsalstolo der Mutter oder dem Ventralfortsatze der Phorozoide aufsitzend, durch Knospung Geschlechtstiere entstehen lassen. Diese letzteren (»Gonozoide«) gleichen den Phorozoiden in ihrer Organisation, leben wie diese frei, haben tönnchenförmige Körpergestalt und pflanzen sich geschlechtlich fort, werden also zu Eltern der Oozoide (Grobben, Uljanin, Neumann).

2. Die gemmationale Stologonie begegnet uns bei den Clavelliniden und Perophoriden. Wie der proliferierende Stolo sich von den verankernden Wurzelausläufern unterscheidet, wurde schon erörtert. Dieser Unterschied ist festzuhalten, weil sonst überall da von einer Stologonie die Rede sein könnte, wo Ausläufer am Mutterkörper auftreten, welche Knospen hervorbringen oder selbst Teile von Knospenanlagen sind.

Daß die in Rede stehende Knospungsform als gemmationale benannt wird, bedarf des Berechtigungsnachweises kaum; denn hier teilt sich der Stolo nicht, er wird nicht in eine Anzahl von Töchtern zerlegt, sondern bleibt selbst intakt, indem an örtlich ganz beschränkten Stellen seiner Wand Knospen hervorsprossen auf Grund eines von dem normalen des Stolo abweichenden Wachstumsvorganges. Die Entstehung der Blastozoide am Stolo ist durchaus nur als Knospung zu beurteilen.

III. Menontogonie. Den bisher besprochenen Formen der Monogonie gegenüber bleiben noch gewisse, in ihrem Vorkommen be-

schränkte Arten ungeschlechtlicher Fortpflanzung zu berücksichtigen, die man wohl am besten als gesonderte Formen monogonischen Geschehens von der Knospung und der Teilung abtrennen wird, wenn auch Beziehungen bestehen, die uns instandsetzen, diese Vorgänge teils als Knospung, teils als Teilung zu erklären. Es handelt sich um die Entstehung von Dauerkörpern, die für die Spongilliden als Gemmulae, die Bryozoen als Statoblasten und Hibernacula, die Scyphostomen als »Statoblasten« bekannt sind. Von einer zu ihrer Entstehung führenden Teilung des Mutterkörpers in dem hier festgehaltenen Sinne könnte höchstens bei den Scyphostomen die Rede sein; und wenn man die übrigen ungeschlechtlich erzeugten Dauerkörper als Knospen bezeichnen wollte, so würde es sich um besondere Dauerknospen handeln, die in recht verschiedener Weise entstehen. Diese Fortpflanzungskörper überdauern als solche oft die Mutter und werden in gewissen Fällen erst nach dem Absterben des Körpers, der sie erzeugt hat, frei. Als Dauerkeime vollenden sie erst nach Ablauf einer Ruheperiode, die das aktive Leben der Individuen unterbricht oder doch stark herabsetzt, die Entwicklung zu einem der Mutter gleichenden Organismus und sind zu ihrem Schutze während ihrer Latenzperiode mit besonderen Hüllen ausgestattet, die noch Nebenfunktionen übernehmen können. Darin liegt die Charakteristik der Dauerkörper mit ihren sie von der gewöhnlichen Teilung und Knospung unterscheidenden gemeinsamen Merkmalen. Einem Vorschlage meines verehrten Lehrers F. E. Schulze folgend, werde ich diese Fortpflanzungskörper, die ihr Analogon bei der geschlechtlichen Fortpflanzung in den Dauer- oder Latenzeiern finden, unter dem gemeinsamen Namen Menonten zusammenfassen und ihre Entstehung Menontogenesis, ihre Erzeugung Menontogonie nennen.

Die Entstehung der Gemmulae der Spongilliden als endogener Vorgang ist wie auch die Statoblastogonie der Phylactolaemata allgemein bekannt und so augenfällig von der Divisio und Gemmatio verschieden, daß auch nach dieser Richtung hin eine Beschreibung und aus dieser sich ergebende Begründung, weshalb sie hier als besondere Arten der Monogonie aufgefaßt werden, überflüssig erscheint. Es gibt aber noch andre Arten der Entstehung von Dauerkeimen (Latenzknospen, Menonten), die sich im Gegensatze zu den Subitanknospen nicht im unmittelbaren Anschluß an ihre Entstehung bis zu ihrem Endziele entwickeln und die wir zunächst vergleichend betrachten müssen, um die für den hier verfolgten Zweck gewünschten Kriterien zu gewinnen.

Beginnen wir mit den Poriferen, so stellt sich heraus, daß die Menonten keineswegs auf die Spongilliden beschränkt sein dürften. Wenigstens fanden IJIMA (Studies on the Hexactinellida. Journ. Coll. Sc. Tokyo. Vol. XV and XVIII. 1901 and 1903) und F. E. SCHULZE (Hexactinellida, Wiss. Ergebn. Deutsche Tiefsee-Exped. IV. Bd. 1904) im Parenchym von Hexactinelliden Körper, welche gleich dem Inhalte der reifen Gemmulae aus wahrscheinlich als Archäocyten zu deutenden Zellen bestehen und deren Eigenschaft als monogonische Fortpflanzungskörper sich auf Grund ihres Verhaltens dem Beobachter aufdrängt. Diese von F. E. SCHULZE sogenannten Sorite können einerseits den Gemmulae, anderseits ähnlichen Körpern andrer Schwämme verglichen werden. Solange indessen die wahre Natur dieser Fortpflanzungskörper nicht völlig klar erwiesen ist, wird ihre Zuzählung zu den Menonten auch nur mit Vorbehalt ausgesprochen werden dürfen, und man wird vorläufig mit seinem Urteile darüber zurückhalten müssen, wie sie sich in das System einfügen werden.

Als echte Menonten erweisen sich die Gemmulae, die nicht nur bei den Spongilliden auftreten und den Winter oder die Trockenzeit überdauern, sondern auch bei marinen Monactinelliden (*Suberites*, *Ficulina*) beobachtet worden sind (TOPSENT, Sur les gemmules de quelques Silicisponges marins. C. R. Ac. Sc. T. CVI. 1888. — COTTE, Observations sur les gemmules de *Suberites domuncula*. C. R. Soc. Biol. Paris. T. LIV. 1902. — LUNDBECK, Porifera. Danish Ingolf-Exp. Kopenhagen. Vol. VI. 1902, u. a.), bei welchen ihr ganzes Verhalten darauf hindeutet, daß sie den Gemmulae gleichzusetzen sind. Der Charakter der Gemmulae als Dauerknospen spricht sich morphologisch in ihrer reichen Ausstattung mit Nährmaterial (Reservenahrung, Dotter) und in den verschieden gestalteten Schutzhüllen aus, welche den zelligen Inhalt umschließen. Ihr weiteres Verhalten bei den Spongilliden läßt jeden Zweifel schwinden, daß es sich in den Gemmulae um Menonten handele. Da sie in ihrer Form und der Art ihrer Entstehung von andern Menonten stark abweichen, sei ihre Ausbildung als Gemmulatio andren Arten der Menontogonie gegenübergestellt.

Menonten wurden ferner von HÉROUARD (Existences de Statoblastes chez le scyphistome. C. R. Acad. Paris. T. CXLV. 1907. — Sur les cycles evolutivs d'un scyphistome. Ebenda. Febr. 1909) bei einem Scyphostoma beobachtet und als Statoblasten bezeichnet. Wenn nach seiner Beschreibung die Dauerkörper nacheinander als Erhebungen an der Basis des Polypen entstehen, die sich durch eine Ring-

furche schließlich völlig von ihrer Mutter abschnüren und mit einer chitinösen Hülle umgeben werden, um dann in der Form einer Blastula eine Latenzperiode zu durchlaufen und schließlich einen der Mutter gleichenden Polypen zu liefern, so sind diese Fortpflanzungskörper zwar als Menonten zu beurteilen, aber sie bleiben von den Statoblasten der Bryozoen sehr deutlich unterschieden und sind auch nicht wie diese endogene Menonten, können daher auch mit diesen den Namen nicht teilen. Falls ihr Entdecker keinen passenderen Namen für sie wählt, schlage ich vor, sie Menomeren, ihre Entstehung Menomerogenesis, ihre Erzeugung Menomerogonie zu nennen.

Über die Bedeutung dieser Menomeren sagt HÉROUARD in seiner zitierten ersten Mitteilung S. 603: »Si l'on compare ces productions avec celles qui, dans le règne animal, semblent présenter avec elles quelque analogie, on est amené à penser que ce sont des bourgeons destinés à permettre à l'espèce de franchir une période critique à l'abri des influences néfastes; mais, contrairement à ce que se passe d'ordinaire la formation des statoblastes a lieu ici, non pas à la fin du cycle vital de l'individu, mais avant qu'il ait revêtu sa forme adulte; ces statoblastes sont donc destinés à assurer la conservation de la forme larvaire.«

Die von VAN BENEDEN entdeckten Winterknospen (Hibernacula) der Bryozoen (*Paludicella*) stellen sich nach KRAEPELIN (Die deutschen Süßwasserbryozoen, Hamburg 1887, S. 76) »lediglich als Modifikationen der gewöhnlichen Außenknospen dar. Letztere nehmen im Herbst und unter besonderen Umständen auch schon früher eine von der gewöhnlichen, gestreckt keulenförmigen Gestalt abweichende Form an, sind bald bauchig ellipsoidisch, bald ganz unregelmäßig, bleiben auf einer bestimmten Stufe des Wachstums stehen und umgeben sich mit einer starren hellgelben . . . Cuticula, die durch ihren großen Gehalt an Kalkkörperchen ausgezeichnet ist. Währenddem schwindet der Inhalt aus allen erwachsenen Röhren, ja diese selbst gehen zum großen Teil zugrunde, so daß schließlich fast nur noch jene Winterknospen übrig sind, die teils der Unterlage fest aufliegen, teils aber auch an den aufrechten Zweigen, soweit diese nicht zerstört sind, frei in das Wasser hineinragen. Im nächsten Frühjahr zerplatzt die harte Chitinbekleidung der Winterknospe in zwei Hälften, aus deren Spalt das junge Individuum direkt hervorwächst . . . Ähnliche Gebilde finden sich auch bei *Victorella* und *Pottsiella* Kraepelin.

Aus dieser Darstellung geht zur Genüge hervor, daß die Hibernacula Menonten sind, deren Eigenart uns berechtigt, die Art ihrer

Entstehung als exogene Menontogonie und im Gegensatze zu der ebenfalls exogenen Menomerogonie der Scyphostomen als Hibernaculatio zu bezeichnen, indem wir den vorhandenen und eingebürgerten Namen beibehalten.

Wesenberg-Lund beschreibt für *Lophopus* (Biologiske Studier over Ferskvandsbryozoer. Vid. Meddel. Nat. For. Kjöbenhavn (5). 8. Aarg. 1896) Fortpflanzungskörper, welche unzweifelhaft Dauerzustände sind. Aber die l. c. im französischen Resumé gegebenen Daten reichen nicht aus, um sie mit Rücksicht auf ihre Entstehungsweise dem Entwurfe des hier versuchten Systems mit einiger Sicherheit einzuordnen.

Die Statoblasten Allmans sind nur für die Phylactolaemata bekannt. Bei aller verschiedenen Form, welche diese Fortpflanzungskörper besitzen können, erscheinen sie doch untereinander so ähnlich, daß sie unzweifelhaft nur verschiedene Arten desselben Typus sind. Da sie im Inneren des Mutterkörpers unter Beteiligung des Ectoderms und des Mesoderms des Funiculus entstehen, werden wir sie wie die Gemmulae als endogene Menonten bezeichnen müssen, die sich jedoch durch die Art ihrer Entstehung und ihres Aufbaues von den Gemmulae als besondere Art endogener Menonten unterscheiden. Wie die Gemmulae überdauern sie das Absterben des Mutterkörpers und sind als echte Dauerkörper mit einer resistenten Hülle ausgestattet.

Falls sich übrigens die Statoblasten als aus parthenogenetischen Wintereiern hervorgegangen erweisen sollten, wofür Verworn (Beiträge z. Kenntn. d. Süßwasserbryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLVI. Bd. 1888. S. 119 e. s.) und Rabito (Ricerche intorno alla formazione degli statoblasti nei Briozoi d'acqua dolce. Natural. Sicil (2) Anno 2. 1898) eingetreten sind, würden sie natürlich ganz aus der vorliegenden Betrachtung herausfallen. Solange aber die wohl mit Recht herrschende und zuletzt wieder von v. Buddenbrock (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd XCVI. 1910. S. 477) begründete Auffassung sie als ungeschlechtliche Fortpflanzungskörper anerkennt, wird ihnen ihre Stellung in unserm System angewiesen werden müssen. Die Menontogonie, die sie hervorbringt, würde gleich der Gemmulation als endogene und im Gegensatze zu dieser als Statoblastogonie zu bezeichnen sein.

Wenn sich mit Sicherheit nachweisen ließe, daß die Redien und Cercarien der Trematoden nicht aus parthenogenetischen Eiern, sondern auf ungeschlechtlichem Wege entstehen[1], so hätten wir darin

[1] Vgl. Seeliger, Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1896. S. 26.

eine für die Metazoen besondere Form der Monogonie vor uns, ganz der analog, die nach R. HERTWIG (Sitzgsber. Ges. Morph. Physiol. München. Bd. XV. 1899) und HARTMANN (Unters. üb. den Generationswechsel der Dicyemiden. Acad. roy. Belg. (4). T. I. 1906) bei den Dicyemiden vorläge. R. HERTWIG (l. c.) äußert sich darüber (S. 150) so:

»In der Entodermzelle von *Dicyema* entstehen Fortpflanzungszellen, welche in manchen Fällen direkt, in andern Fällen wahrscheinlich nach vorausgegangener Befruchtung junge Tiere liefern. Erstere Fortpflanzung dient zur Autoinfektion (Infektion des eigenen Wirtes), letztere (vielleicht durch ungünstige Ernährungsbedingungen hervorgerufen) tritt wahrscheinlich ein, wenn die Parasiten auf neue Wirte übertragen werden sollen. Die erstere Fortpflanzung wird vollkommen willkürlich »Parthenogenesis« genannt, da das Kriterium der Parthenogenesis (Rückbildung der Befruchtung) nicht erwiesen ist; sie entspricht offenbar der sogenannten ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Protozoen.«

Demgegenüber könnte man sich auf den Standpunkt stellen, daß die Annahme, es handle sich hier um Monogonie, ebenso willkürlich sei, da nicht erwiesen ist, daß eine Rückbildung der Befruchtung nicht vorliegen könne.

KORSCHELT und HEIDER (Lehrb. d. Entw. Allg. T.) nehmen zu dieser Frage (S. 868) mit folgenden Worten Stellung: »Für die Auffassung dieses Zeugungskreises ist es vor allem von Bedeutung, ob die agametischen Keimzellen ihren Charakter als solche von vornherein besaßen oder ihn erst angenommen haben, d. h. in letzter Instanz als parthenogenetische Eier anzusehen sind, die dann anscheinend eine starke Modifikation erfahren hätten. Die neueren Autoren, voran M. HARTMANN, stellen sich auf den ersteren Standpunkt, und R. HERTWIG verglich die Fortpflanzung durch Agameten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Protozoen, wie dies auch von seiten HARTMANNS auf Grund seiner genaueren Kenntnis der Dicyemiden geschah. Doch ist dabei zu bedenken, daß es sich dort um einzellige, hier aber um mehrzellige Tiere handelt und infolgedessen auch bei den Agametocyten der Gegensatz zu dem ganzen mehrzelligen Körper bestehen bleibt und sie einander nahe bringt. In beiden Fällen handelt es sich um einzellige Fortpflanzungskörper, für welche die Vermutung, daß sie in enger Beziehung zueinander stehen möchten, trotz alledem vieles für sich hat.«

Da zu dieser Frage nur auf Grund weiterer Untersuchungen Stel-

lung genommen werden zu können scheint, und die Möglichkeit zugegeben werden muß, daß die hier vorliegende Fortpflanzung ohne Befruchtung[1] auch eine secundäre sein könne, die Entwicklung des Individuums also von einer unbefruchteten Geschlechtszelle ausgehe, sehe ich davon ab, diesen noch zweifelhaften Prozeß monogonischer Fortpflanzung im Zusammenhange mit unzweifelhaft ungeschlechtlichen Vorgängen zu berücksichtigen.

Im folgenden gebe ich eine orientierende kurze Übersicht über das System der Monogonie, soweit es im vorstehenden begründet worden ist.

Monogonie.

I. Divisio: Die Propagationsindividuen entstehen nicht durch für sie spezifisches lokales Wachstum am Mutterkörper. S. 599.

- A. Homotomie: Teilstücke nach Ablauf des vollständigen oder unvollständigen Teilungsprozesses untereinander gleich. Bei serialer Polytomie Reihenfolge der Töchter anders als bei serialer Heterotomie. S. 605.
  - 1. Hemitomie: Gleichhälftige Zweiteilung. S. 606.
    - a. holotomische: vollständige Trennung beider Töchter. S. 606.
      - α. prototomische: Teilungsebene ohne bestimmbare Lage (*Amoeba polypodia, Acanthocystis aculeata*) S. 607.
      - β. plagiotomische: Querteilung (*Paramaecium, Protohydra, Gonactinia, Lumbriculus*) S. 608.
      - γ. katatomische: Längsteilung (Flagellata pr. p. *Polypodium, Hydra*, Seesterne zum Teil) S. 611.
      - δ. loxotomische: Schrägteilung. S. 612.
        - plagioloxotomische: modifizierte Querteilung (*Stentor*, manche Suctorien) S. 612.
        - kataloxotomische: modifizierte Längsteilung (*Ceratium hirudinella*) S. 612.

---

[1] Hartmann (Biol. Centralbl. 24. Bd. 1904) nennt diese Fortpflanzung Agamogonie und rechnet sie gleich der Gamogonie (Fortpflanzung durch Gameten, zu der auch die Parthenogenese gehört) der Cytogonie zu, die er in Gegensatz zur vegetativen Propagation stellt. Da diese letztere der Monogonie in der vorliegenden Abhandlung entspricht, würde die Agamogonie Hartmanns nicht der Monogonie zuzuzählen sein. (Vgl. Hartmanns Tabelle l. c. S. 27.)

b. merotomische: die beiden Teilstücke bleiben verbunden. S. 612.

α. prototomische vgl. oben (*Polycyttaria*) S. 613.

β. katatomische vgl. oben (*Synura, Volvox, Carchesium, Ophrydium, Zoothamnium.* Maeandrinen) S. 614.

γ. loxotomische vgl. oben (*Ceratium vultur*) S. 616.

2. Polytomie: 2 . x Töchter im Verbande des mütterlichen Körpers. Bei serialer Polytomie Reihenfolge der Töchter anders als bei der serialen Heterotomie. S. 617.

a. successive: Teilungen erfolgen nacheinander. S. 617.

α. inseriale: Töchter ohne gemeinsame Achse (Thalassicollen, Tripyleen) S. 617.

β. seriale: Töchter mit gemeinsamer Längsachse S. 618.

architomische (Architomie): vor der Trennung keine Neuproduktion der Körperteile, die durch die Teilung verloren gehen müssen (*Ctenodrilus*) S. 619.

paratomische (Paratomie): vor der Trennung Neuproduktion der Körperteile, die durch die Teilung verloren gehen müssen (*Stenostoma, Microstoma*) S. 619.

b. simultane s. conitomische (Conitomie): Zerfall der Mutter simultan S. 620.

α. homogene Conitomie: Töchter der Mutter gleich, nur durch Größe, nicht durch spezifische Organisation von ihr verschieden oder überhaupt von andrer Organisation (*Plasmodium vivax, Eimeria schubergi*) S. 620.

β. heterogene Conitomie: Töchter von ihrer Mutter wenigstens anfangs wesentlich verschieden. S. 621.

metabologene: Töchter anfangs (nach der Trennung) von ihrer Mutter verschieden, später ihr gleich werdend (Radiolaria pr. p.?) S. 622.

ametabologene: Töchter dauernd von ihrer Mutter verschieden (*Polystomella* u. a.) S. 621.

B. Heterotomie: Teilstücke nach ihrer Sonderung nicht untereinander gleich, mindestens auffallende Größenunterschiede. Bei serialer Heterotomie Reihenfolge der Töchter anders als bei serialer Polytomie. S. 622.

1. homogene: höchstens Größenunterschiede der Töchter.

a. diffuse: Plasmotomie (*Myxidium lieberkühni*) S. 623.

b. plagiotomische: (*Nais, Gonactinia*) S. 624.

2. heterogene: nicht nur Größenunterschiede der Töchter. S. 626.
   a. metabologene: Töchter vorübergehend voneinander verschieden. S. 626.
      α. epigene: kleinere Töchter bei der Trennung von der größeren Tochter durch negative Merkmale verschieden, später alle untereinander gleich (*Hypolytus*, *Acanthocystis*). S. 626.
      β. metagene: kleinere Teilstücke durch positive Merkmale vom größeren Teilstücke verschieden, später untereinander gleich. S. 627.
         exotomische: ein Teilstück von anderen nicht umfaßt (*Sphaerophrya pusilla*, *Acanthocystis*) S. 628.
         endotomische: ein Teilstück umfaßt das andre. S. 628.
            digene: zwei Teilstücke (*Tocophrya quadripartita*) S. 628.
            polygene: mehr als zwei Teilstücke (*Ophryodendron*) S. 629.
   b. ametabologene: Teilstücke zeitlebens verschieden. S. 629.
      α. orale Strobilation: Teilungsebenen dem oralen Ende näher gelegen. S. 629.
         monodiske Strobilation: nur zwei Töchter (Scyphostomen) S. 630.
         polydiske Strobilation: mehr als zwei Töchter (Scyphostomen) S. 630.
      β. aborale Strobilation: Teilungsebenen dem aboralen Körperende näher gelegen (*Autolytus*, *Myrianida*) S. 633.

II. Gemmatio: Die Töchter entstehen am intakt bleibenden Mutterkörper als Knospen durch ein für sie spezifisches lokales Wachstum. S. 635.
   A. Astologonie: Kein Stolo prolifer als besonderer nach Art einer Knospe entstandener, im Dienste der Proliferation stehender Fortsatz des Mutterkörpers. S. 639.
      1. perfekte: Trennung der Töchter von der Mutter S. 639.
         a. homogene: Töchter unmittelbar nach ihrer Ablösung von der Mutter höchstens durch Größe verschieden, sonst ebenso organisiert, wenn auch z. B. die Anzahl der Tentakeln bei Polypen anfangs geringer sein kann. S. 639.

α. exogene: Töchter ragen nach außen über den Mutterkörper hervor. S. 639.

laterale: Knospen an der Seitenwand des Mutterkörpers (*Hydra, Dipurena, Lophocalyx, Oscarella*). S. 639.

diffuse: Knospen ohne Beschränkung auf die Seitenwand, an beliebigen Stellen der Peripherie der Mutter. (*Taenia echinococcus*). S. 641.

β. endogene: Töchter im Mutterkörper (*Taenia coenurus, Taenia echinococcus.*) S. 642.

b. heterogene: Töchter durch positive oder negative Merkmale von ihrer Mutter verschieden, weniger hoch oder anders organisiert als diese. S. 643.

α. metabologene: Tochter nach der Trennung ihrer Mutter schließlich gleich werdend. S. 643.

epigene: Tochter durch negative Merkmale von ihrer Mutter verschieden (*Spirochona, Haleremita*, Actinienfragmentation, Hydrozoenfrustulation.) S. 643.

metagene: Knospe durch positive Merkmale von der Mutter verschieden. (*Ephelota.*) S. 646.

β. ametabologene: Die von ihrer Mutter verschiedenen Knospen verwandeln sich nicht in die Form der Mutter, von der sie zeitlebens verschieden bleiben. S. 646.

exogene: S. 646.

[subterminale: (*Trypanosyllis*) S. 646.

laterale: (Hydrozoen mit freien Medusen) S. 647.]

endogene: (*Taenia echinococcus*) S. 647.

2. imperfekte: Mutter und Töchter bleiben verbunden S. 648.

a. homogene: S. 648.

α. exogene Porifera pr. p., Bryozoen pr. p., Hydrozoa pr. p., Anthozoa pr. p.) S. 648.

β. endogene: (Sphaerozoa?, *Taenia echinococcus*) S. 650.

b. heterogene: S. 651.

α. exogene: (Hydrozoa pr. p., Siphonophora, Bryozoa pr. p., Botrylliden.) S. 651.

β. endogene: (*Flustra, Taenia echinococcus*) S. 655.

B. Stologonie: Stolo prolifer vorhanden. S. 655.

1. divisionale: Unter dem Bilde der Teilung verlaufend (*Amauroecium, Pyrosoma, Salpa, Doliolum.*) S. 656.

2. gemmationale: Unter dem Bilde der Knospung verlaufend (*Clavellina, Perophora.*) S. 662.

III. Menontogonie: Ausbildung von Dauerkörpern (Menonten) S. 662.

A. endogene: Menonten im Mutterkörper S. 663.

1. Gemmulatio: Bildung von Gemmulae. (Spongilliden; marine Monactinelliden.) S. 664.

2. Statoblastogonie: Bildung von Statoblasten. (Phylactolaemata.) S. 666.

B. exogene: Menonten am Mutterkörper S. 665.

1. Menomerogonie: Bildung von Menomeren. (Scyphostomen) S. 664.

2. Hibernaculatio: Bildung von Hibernacula. (Bryozoen pr. p.) S. 665.

Schlußwort.

In der vorstehenden Abhandlung ist der Versuch gemacht worden, die recht mannigfachen Formen der monogonischen Fortpflanzung in ein System zu bringen, das eine erleichterte Übersicht über einen umfangreichen Lehr- und Lernstoff zum Zwecke hat. Wie jedes zum ersten Male versuchte System wird auch dieses einerseits gewissen Abänderungen, andererseits einem weiteren Ausbau unterworfen bleiben. Ich möchte ausdrücklich betonen, daß es mir nur darauf ankam, mit bewußtem Verzicht auf unsichere phylogenetische Spekulationen, die gerade für den hier behandelten Stoff nur wenig Positives zu leisten vermögen, rein auf Grund morphologischer und genetischer Merkmale einen Überblick über die Vielgestaltigkeit des monogonischen Geschehens zu gewinnen und zu vermitteln. Dabei ist die Spezifikation nur soweit (und teils nur provisorisch) durchgeführt, wie es im Interesse einer allgemeinen Übersicht unter Berücksichtigung der Proto- und Metazoen wünschenswert erschien. Das vorgeschlagene System will zunächst nur praktischen Zwecken dienen. Es zieht daher auch nicht alle Tiere zur Exemplifikation heran, für welche ungeschlechtliche Fortpflanzung bekannt geworden ist, dem Verfasser schwebte aber das Ziel vor, die Möglichkeit zu geben, jede Form monogonischer Erzeugung von Nachkommen nach seinem System für den allgemeinen, nicht für den Gebrauch des Spezialisten ausreichend zu bestimmen.

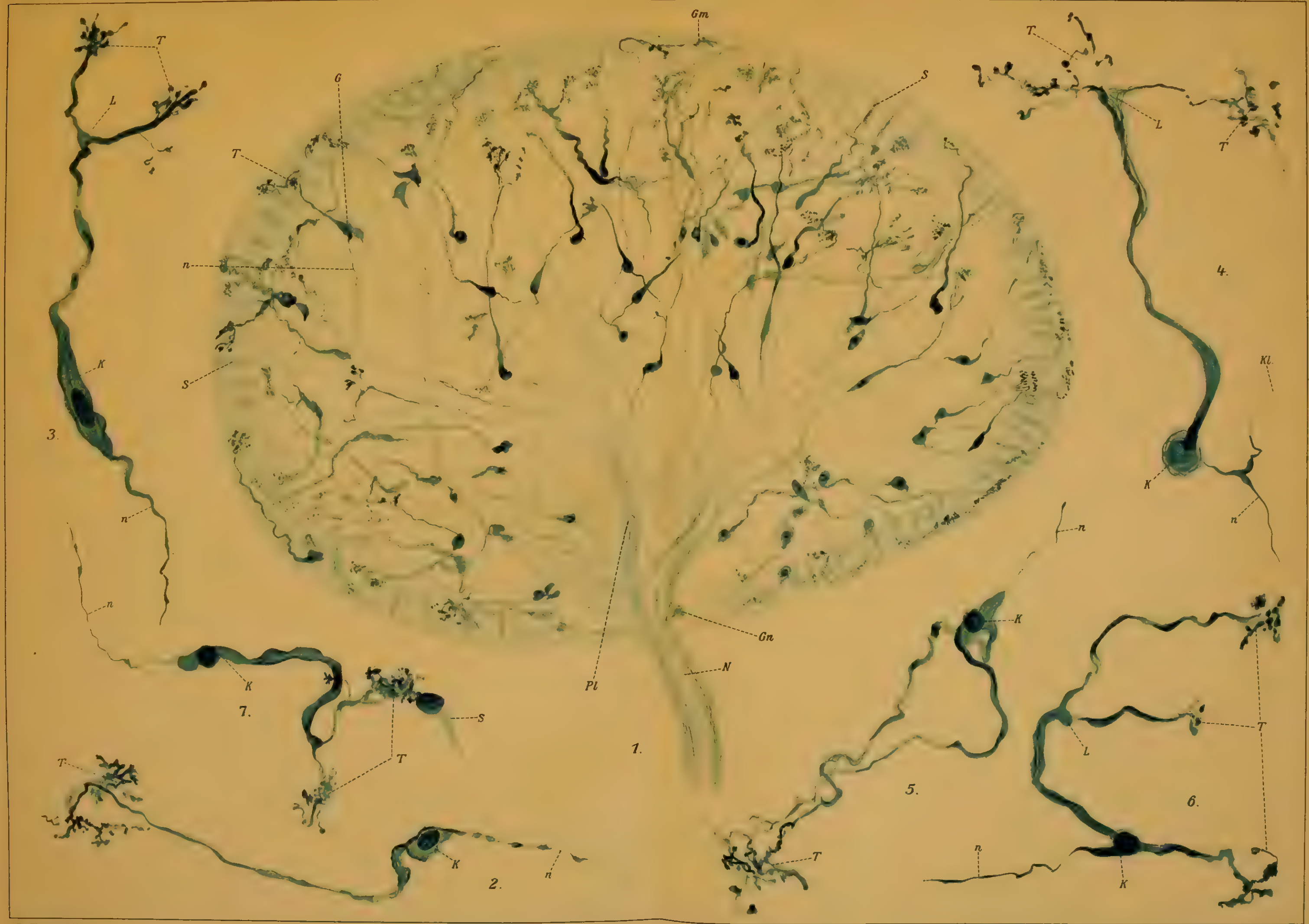
Ich habe darauf verzichtet, jeder Art der Teilung usw. einen besonderen Namen zu geben (sofern ein solcher nicht schon vorlag), der ihre Bezeichnung weit bequemer machen würde. Mit Rücksicht auf die Weiterentwicklung des gegebenen systematischen Versuches, sowie im

Hinblick auf die Tatsache, daß in der Anwendung der mehr oder minder gebräuchlichen von anderen Autoren eingeführten Namen keineswegs Übereinstimmung herrscht, glaube ich von dieser Namengebung noch absehen zu sollen. Es wird von niemandem als wünschenswert empfunden werden, daß hier ein Beitrag zu jener babylonischen Verwirrung gegeben werde, die, wie in der Nomenclatur, so auch in der Terminologie einen beängstigenden Umfang zu gewinnen begonnen hat. Es war indessen nicht zu umgehen, die einzelnen Kategorien mit einer sie charakterisierenden Bezeichnung zu versehen. Auch diese Bezeichnungen, die so leichtverständlich wie möglich gewählt wurden, sind nur Vorschläge, die mit besseren zu vertauschen jederzeit meinen Wünschen entgegenkommen würde.

Berlin, im Februar 1915.

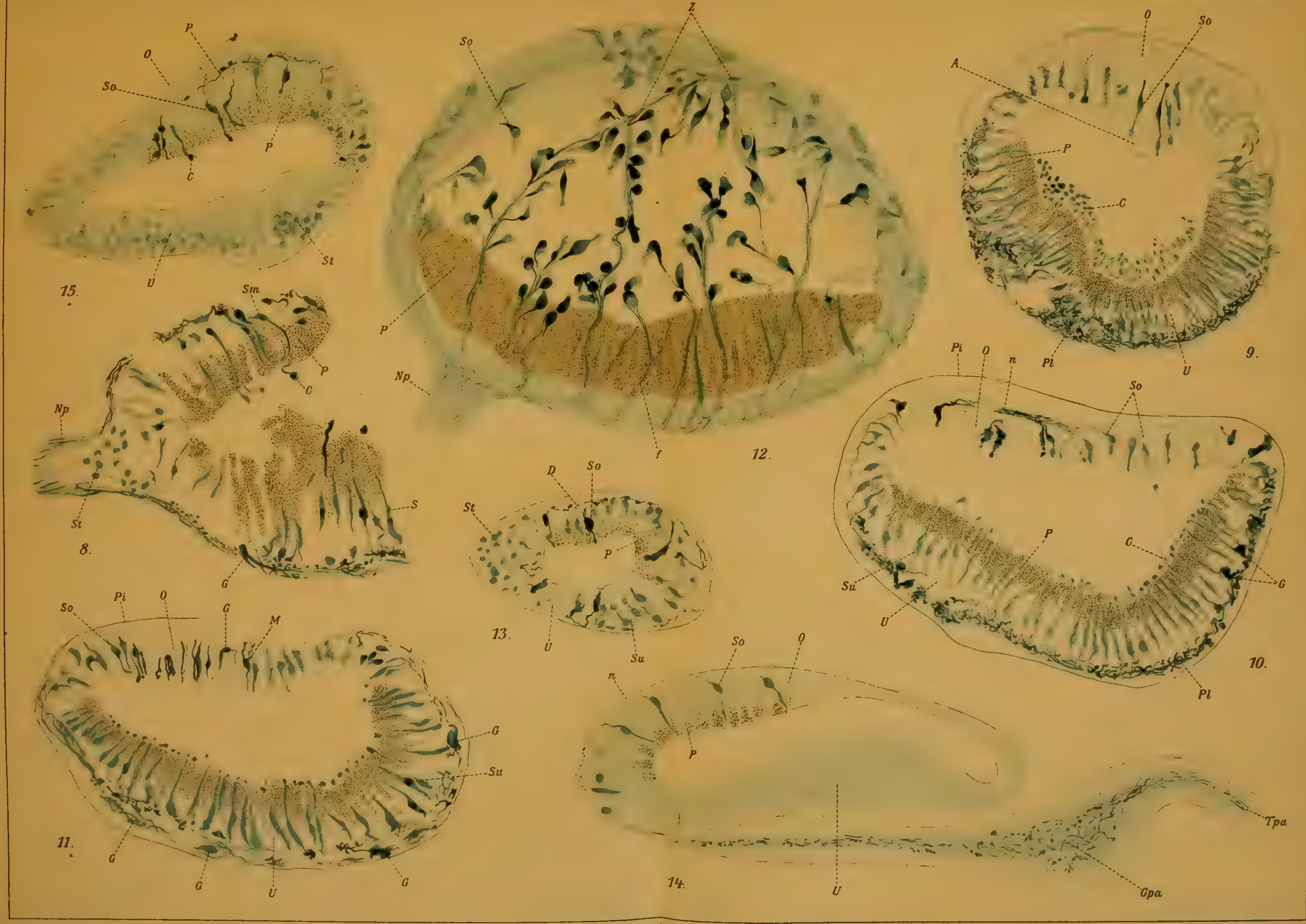


Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

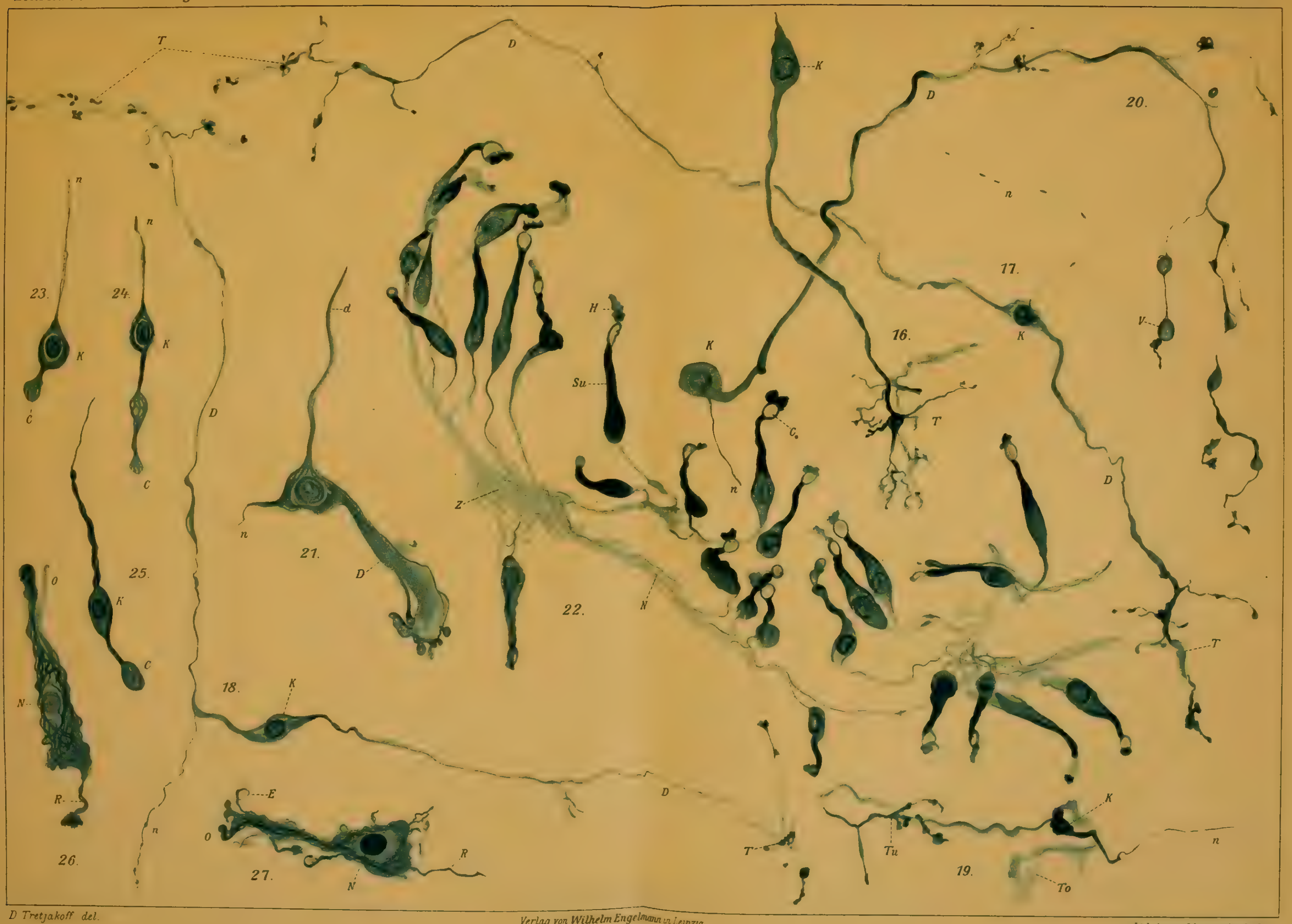


D. Tretjakoff del.
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.




15.
8.
11.
12.
13.
14.
9.
10.





D Tretjakoff del. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.





D. Tretjakoff del. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

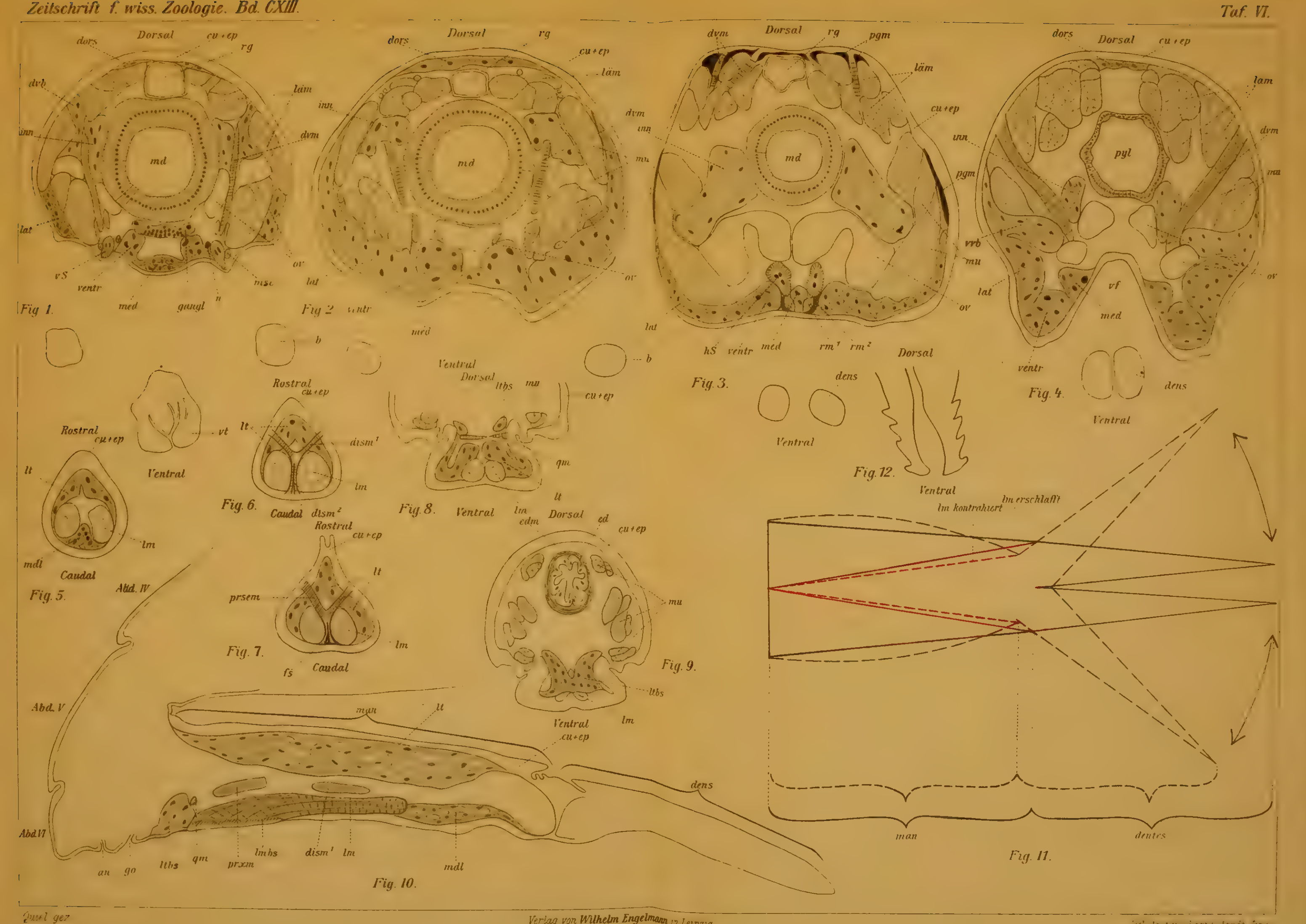




D Tretjakoff del

Lith Anst v Johannes Arndt, Jena



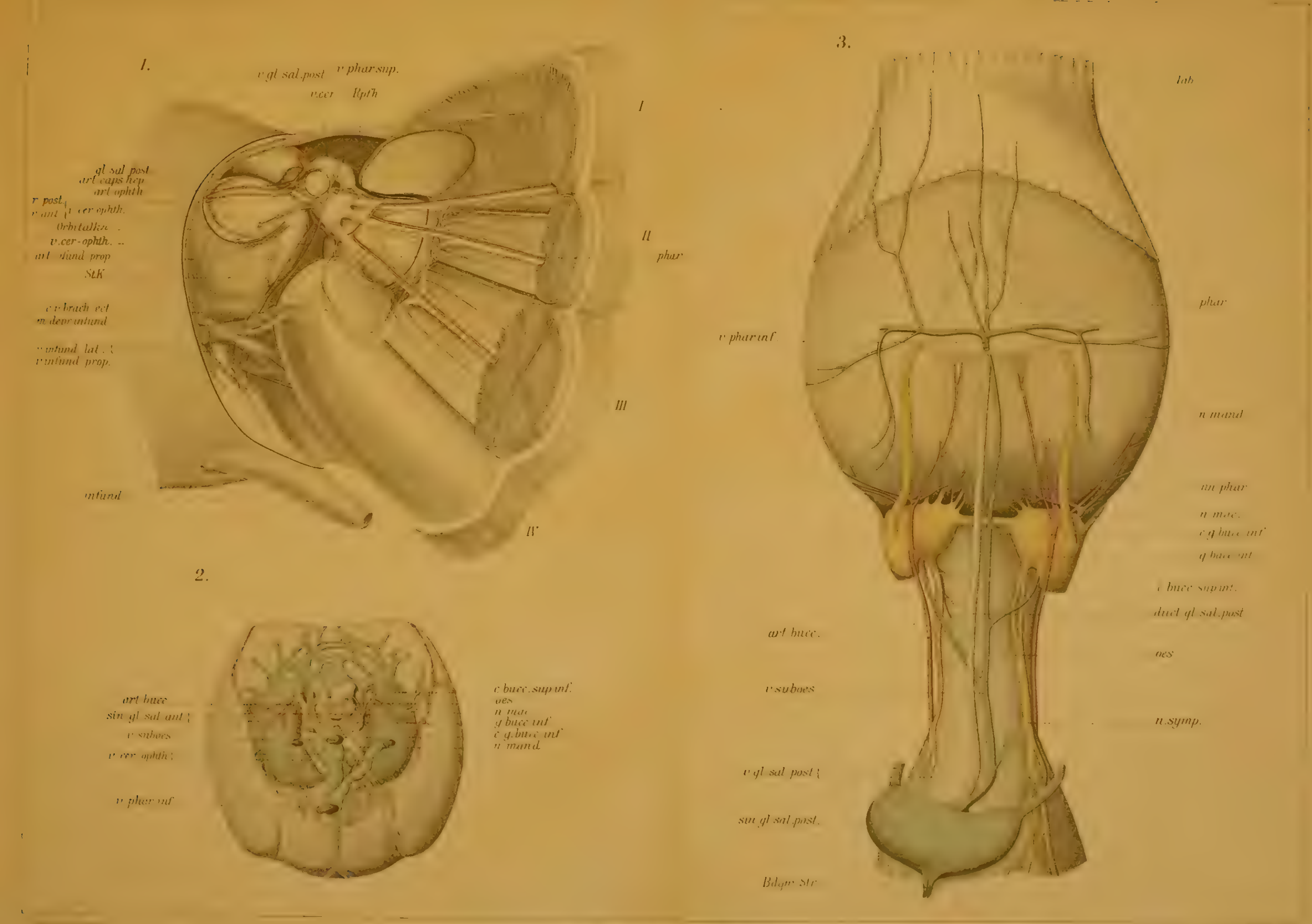


Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



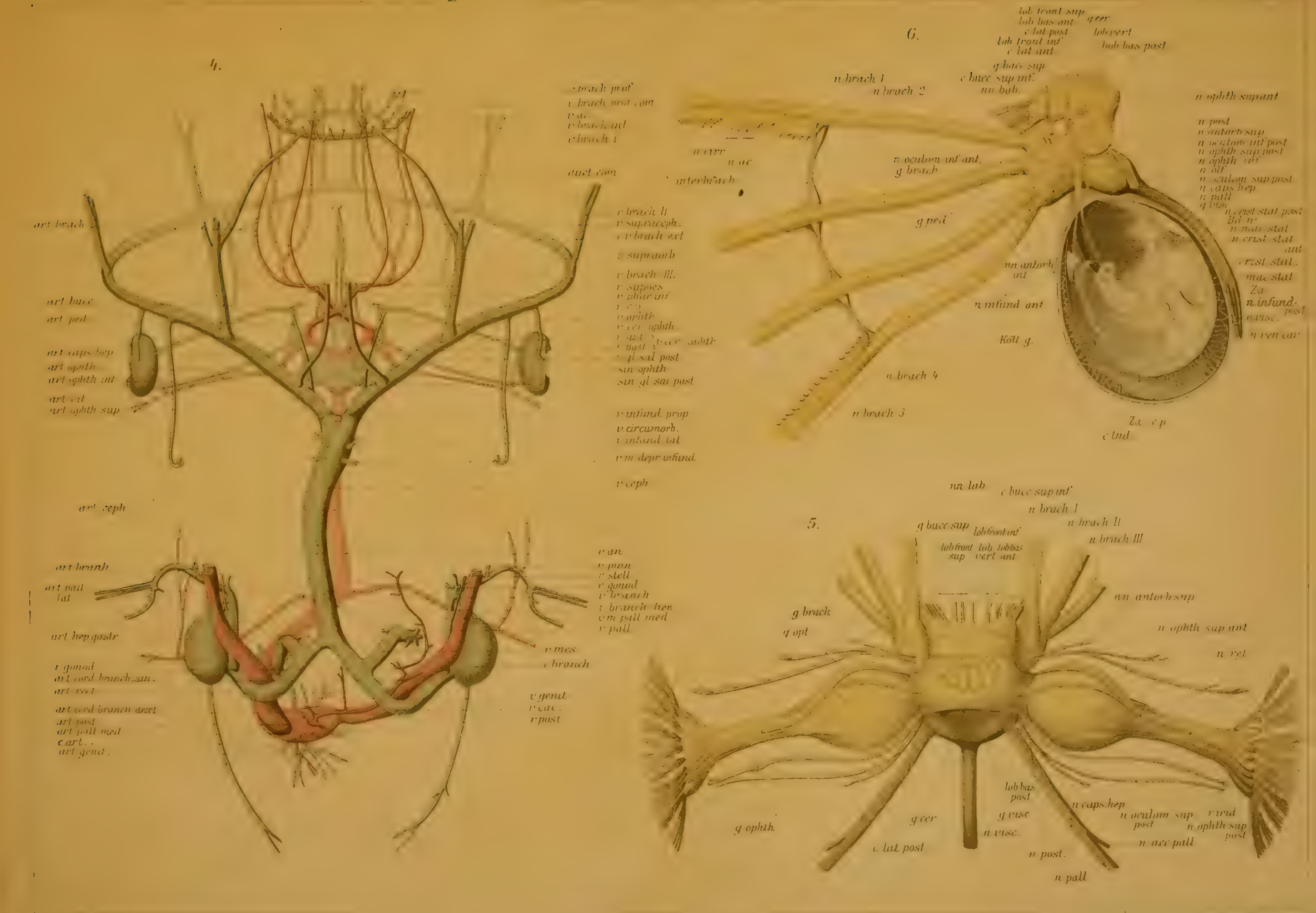






Wilhelm Engelmann

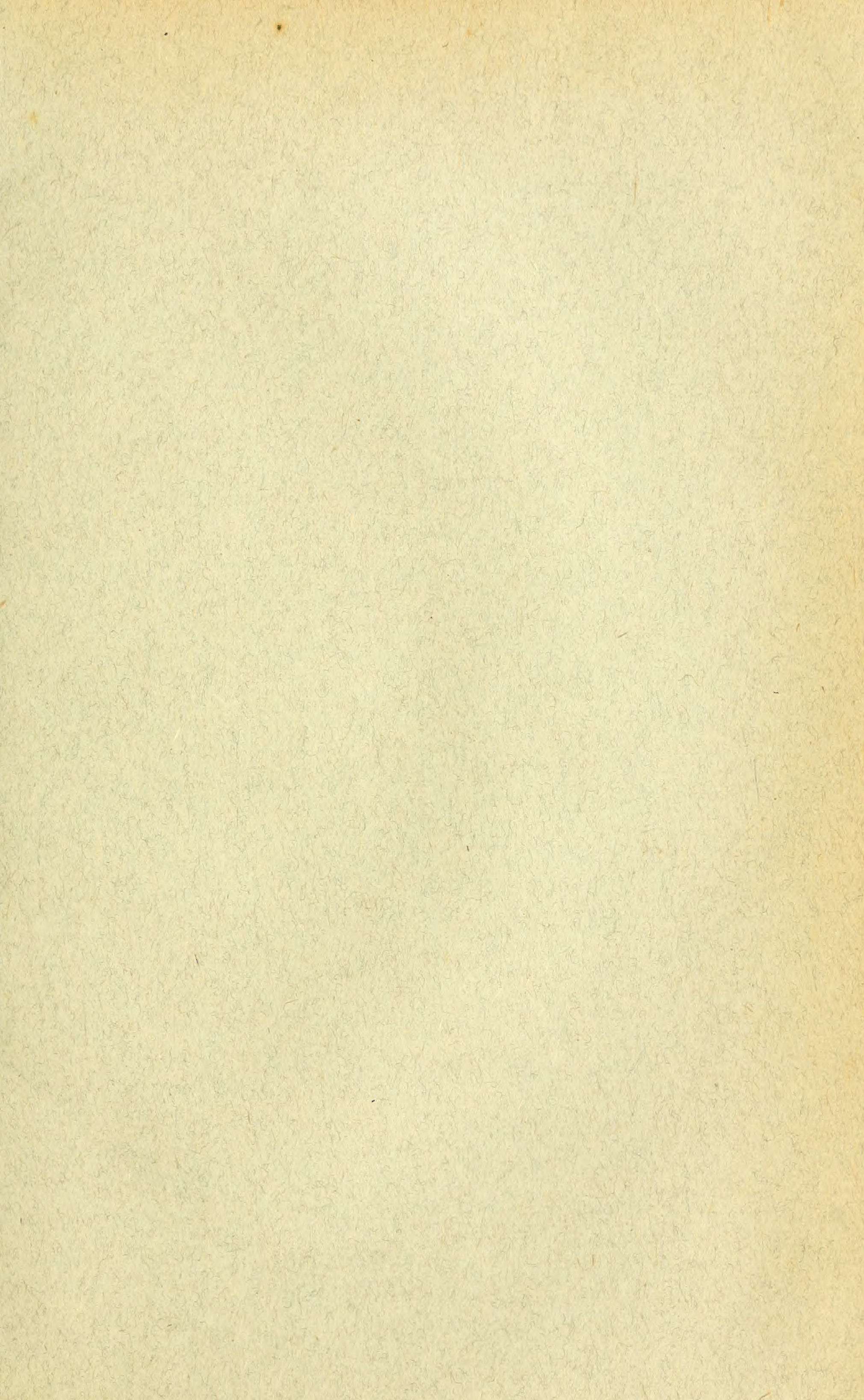


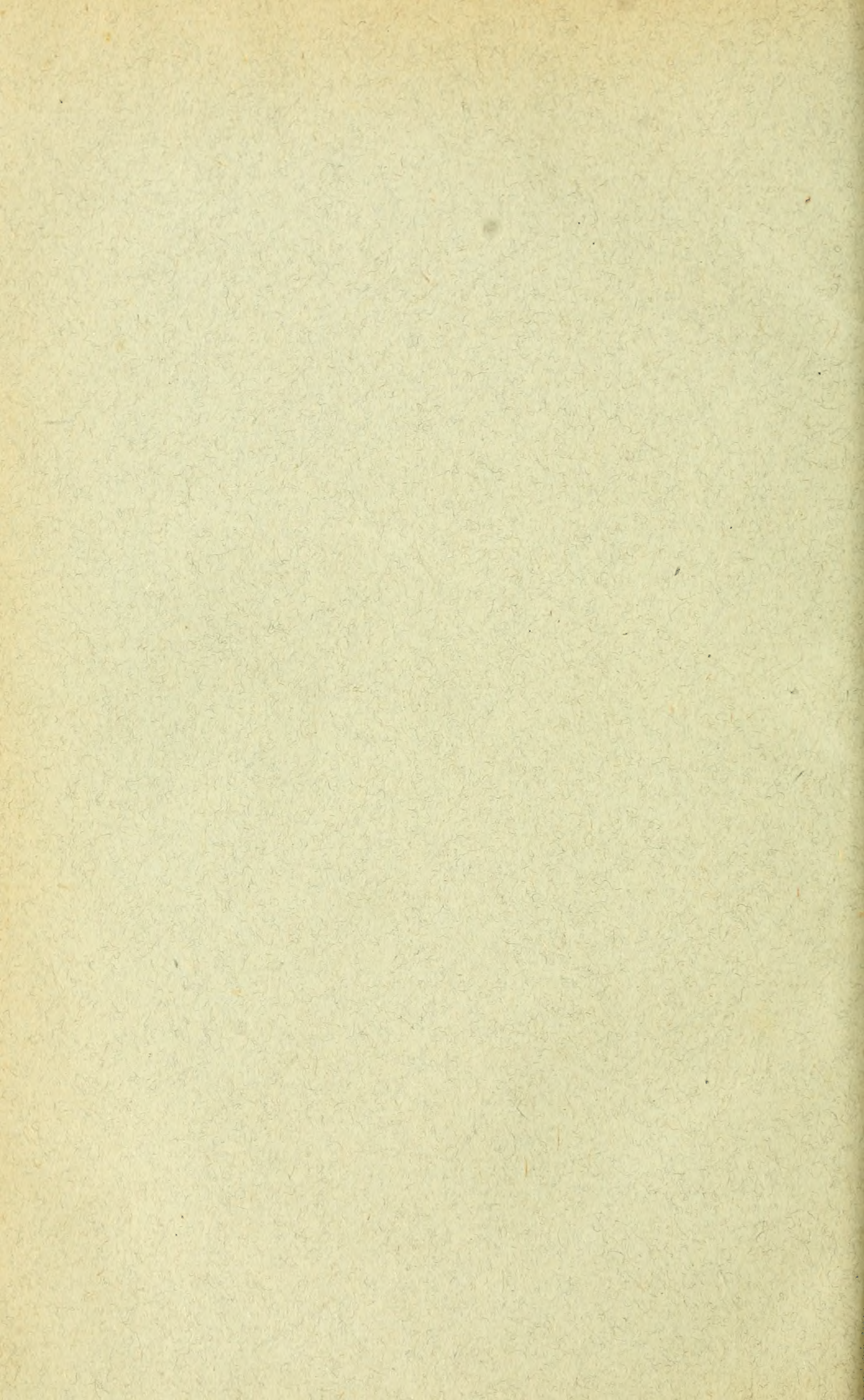


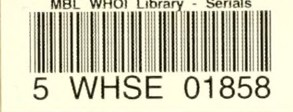











MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 01858

